Clermond - Ferrand 1970

Pierre DIDIER

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE COMPARÉE DES ULTRASTRUCTURES CORTICALES ET BUCCALES DES CILIÉS HYMÉNOSTOMES PÉNICULIENS

EXTRAIT DES ANNALES DE LA STATION BIOLOGIQUE

DE BESSE-EN-CHANDESSE, 1970 N*5

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE COMPARÉE DES ULTRASTRUCTURES CORTICALES ET BUCCALES DES CILIÉS HYMÉNOSTOMES PÉNICULIENS

RESUME 5
SUMMARY 7

HISTORIQUE 9
A - DU MICROSCOPE DE VAN LEEUVENHOECK A 1900 9
B - DE 1900 AUX RECHERCHES ACTUELLES 10
C - LE DEVELOPPEMENT DE LA PHYSIOLOGIE 13
D - LA MICROSCOPIE ELECTRONIQUE 14

MATERIEL ET TECHNIQUES 15
A - ESPECES UTILISEES - CULTURES 15
1. Genre Frontonia 16
2. Genre Disematostoma 18
3. Genre Paramecium 19
4. Genre Faurella 21
5. Genre Urocentrum 24
6. Genre Turaniella 24
B - EXAMEN SUR LE VIVANT 25
C - MICROSCOPIE OPTIQUE APRES FIXATION ET COLORATION 25
D - MICROSCOPIE ELECTRONIQUE 26
E - NOMENCLATURE 27

CHAPITRE PREMIER : LE CORTEX 31
A - ENVELOPPE CORTICALE 32
1. Membranes et alvéoles 32
Cas de Turaniella vitrea 32
2. Epiplasme 33
Cas de Turaniella vitrea 33
3. Conclusions 33

B - LES CRETES ECTOPLASMIQUES 37
1. Chez les Paramécies 37
2. Chez Frontonia et Disematostoma 37
3. Cas d'Urocentrum turbo et Lembadion lucens 37
4. Cas de Turaniella vitrea 38
5. Conclusions 38
C - ARGYROME ET TRICHOCYSTES 38
D - CILS - CINETOSOMES - DERIVES CINETOSOMIENS 43
1. Fibre cinétodesmale 43
2. Les fibres tubulaires ectoplasmiques 44
3. Liaisons intercinétosomiennes dans les paires 57
E - SACS PARASOMAUX 61
1. Dans le premier ensemble 61
2. Dans le deuxième ensemble 61
3. Conclusions 61
F - SYSTEMES MICROFIBRILLAIRES 65
G - CONCLUSIONS 69
1. Membranes et épiplasme 69
2. Crêtes ectoplasmiques et argyrome 69
3. Cinétosomes 70
4. Sacs parasomaux 72
5. Trichocystes 72
6. Systèmes microfibrillaires 72

CHAPITRE II : LE PENICULUS 79
A - ASPECT ET COMPOSITION DES PENICULUS 80
1. Répartition du nombre des cinéties 82
2. Conclusions 89
B - LES LIMITES DES PENICULUS 93
1. Les crêtes ectoplasmiques et les espaces interpéniculiens 93
2. La répartition des sacs parasomaux 98
3. Conclusions 103
C - LES DERIVES CINETOSOMIENS AU NIVEAU DES PENICULUS 107
1. Les fibres ectoplasmiques classiques des cinétosomes 107
2. Les autres formations cinétosomiennes 108
3. Connexions entre les réseaux 127
4. Les modifications structurales des réseaux microfibrillaires 132
D - CONCLUSIONS : COMMENT CARACTERISER LE PENICULUS ? 138

CHAPITRE III : LA PARORALE ET LA ZONE DES CRETES 151
A - POSITION 151
1. Cas général 151
2. Cas d'Urocentrum turbo 152
3. Turaniella vitrea 152
B - ULTRASTRUCTURE 152
1. Ultrastructure de "la cinétie parorale" de Frontonia et Disematostoma 153
2. Ultrastructure de "la cinétie parorale" des Paramécies 163
3. Ultrastructure de "la cinétie parorale" d'Urocentrum turbo 167

4. Cas de "la cinétie parorale" de Turaniella vitrea 168
5. Comparaisons avec d'autres Hyménostomes 169
C - LA ZONE DES CRETES 176
1. Ultrastructure 176
2. Discussion 177
3. Conclusions 178
D - RETICULUM MICROFIBRILLAIRE ET AUTRE STRUCTURE ASSOCIES A LA PARORALE 178
1. Le réticulum microfibrillaire 178
2. Structure secondaire annexée à certaines parorales 180
3. Conclusions 181

CHAPITRE IV : L'ARMATURE BUCCALE ET LA ZONE D'INGESTION 187
A - NEMADESMES REPARTIS TOUT AUTOUR DE LA CAVITE BUCCALE 190
1. Cas des espèces appartenant aux genres Frontonia et Disematostoma 190
2. Discussion 201
B - NEMADESMES LOCALISES SUR UN SEUL COTE DE LA CAVITE BUCCALE 220
C - CAS DES ESPECES NE POSSEDANT PAS DE NEMADESMES 221
1. Urocentrum turbo 221
2. Turaniella vitrea 225
3. Conclusions 225
4. Remarques sur les "cinéties vestibulaires" 229
D - LA ZONE D'INGESTION 233

DISCUSSION GENERALE. CONCLUSIONS 241
A - LE CORTEX 241
B - LE PENICULUS 249
C - LA PARORALE 250
D - L'ARMATURE BUCCALE 250
E - DISCUSSION. CONCLUSIONS 254

BIBLIOGRAPHIE 257

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548424_0012

RESUME.

L'étude comparée des ultrastructures corticales et buccales d'Infusoires appartenant au sous-ordre des Péniculiens et, accessoirement, des Tétrahyméniens permet de saisir la grande diversification générique et spécifique des Hyménostomes Péniculiens.

Cette diversification se rencontre au niveau de l'organisation des structures corticales. Les résultats obtenus nous ont permis de subdiviser en deux ensembles les Hyménostomes Péniculiens, en nous appuyant sur la constitution de leurs cinéties, sur la forme de leur argyrome, et sur la présence ou l'absence de trichocystes ou de mucocystes.

Parallèlement à ces variations, l'organisation de leur structure buccale présente des caractères communs et exclusifs.

Le caractère le plus important est le peniculus, unité ultrastructurale dont les caractéristiques sont propres aux Péniculiens et différentes de celles des membranelles des Tétrahyméniens. Cette unité caractérise le sous-ordre des Péniculiens. A côté de cette structure commune et particulière, nous avons reconnu l'organisation spéciale de la parorale constituée par une succession de dyades. Cette organisation se retrouve chez d'autres Holotriches et permet d'établir ainsi une parenté avec d'autres groupes de Ciliés.

La présence ou l'absence de némadesmes très développés dans certains cas, a été utilisée, comme les structures corticales, pour caractériser certaines familles. Dans les exemples où leur développement est important, nous avons pu mettre en évidence les modalités de leur élaboration et préciser leur structure intime. Leur absence nous a permis de reconnaître des "structures de remplacement" essentiellement formées par des réseaux microfibrillaires hautement organisés.

Nous avons également attiré l'attention sur les zones d'ingestion, territoires privilégiés où s'effectuent simultanément une phagocytose et une pinocytose actives.

L'ensemble de ces observations nous a amené, d'une part à définir et justifier l'existence des Hyménostomes Péniculiens, d'autre part à reconnaître et caractériser les différentes familles qui en font partie. A côté des familles déjà connues des Frontoniidae, Parameciidae et Urocentridae, nous avons fait figurer celles des Lembadionidae et des Stokesiidae. Si la famille des Stokesiidae (Roque, 1961) a été créée pour le genre Stokesia, nous y avons ajouté momentanément le genre Neobursaridium. Des renseignements complémentaires sur ces deux genres permettront d'isoler le genre Neobursaridium ou, mieux, de le rattacher aux Parameciidae.

La famille des Lembadionidae englobe les espèces du genre Lembadion dont les ultrastructures répondent aux critères définis pour les Péniculiens, mais dont l'originalité (un seul peniculus, cytosquelette, cortex, morphologie) nous paraît suffisante pour justifier, comme l'avait déjà fait Jankowski (1967) leur regroupement dans une famille particulière.

Le cas de Turaniella vitrea a été considéré. L'étude de ses ultrastructures montre que cette espèce a réalisé l'essentiel de l'organisation structurale des Péniculiens, en particulier le peniculus. Un agencement particulier de son cortex, qui aurait pu fournir un argument de poids en faveur de son rapprochement avec les Tétrahyméniens, n'est pas réalisé dans son intégralité, ce qui permet de la rapprocher des Péniculiens (Lembadion, Urocentrum) du second ensemble défini par les ultrastructures corticales. Seule sa morphogenèse constitue à notre avis un point commun avec les Tétrahyméniens. Comme elle possède une organisation ultrastructurale semblable à celle qui nous a permis de caractériser les Péniculiens, nous considérons que Turaniella vitrea peut faire partie de ce sous-ordre.

Le sous-ordre des Hyménostomes Péniculiens est très diversifié, mais homogène dans l'organisation de son unité structurale typique, le peniculus. Il comprend deux superfamilles, celle des Frontoniidaea (Frontoniidae, Stokesiidae, Parameciidae, Lembadionidae et Urocentridae) où l'autonomisation du système ciliaire buccal est réalisée, et celle des Turanielloïdaea, avec le genre Turaniella (auquel nous associons le genre Espejoia) chez lesquels les processus de la morphogenèse sont différents.

SUMMARY.

CONTRIBUTION TO THE COMPARATIVE STUDY OF THE CORTICAL AND BUCCAL ULTRASTRUCTURES OF THE CILIATES HYMENOSTOMATIDA PENICULINA.

The comparative study of cortical and buccal ultrastructures of Infusorians belonging primarely to the suborder of the Peniculina and, secondarly of similar structure in the Tetrahymenina, reveals the great generic and specific diversification of the Hymenostomatida.

The diversification is recognised at the level of organization of the cortical structures. Our results permit us to subdivise the Hymenostomatida Peniculina into two groups, based on the structure of their kineties, the shape of their "argyrome" and on the presence or absence of trichocysts or mucocysts. Parallel to these variations, the organization of their buccal structures presents both common and exclusive characteres.

The most important charactere is the peniculus, an ultrastructural element, the characteristics of which are specific to Peniculina and different from those of membranelles of Tetrahymenina. This unity characterizes the suborder Peniculina. In addition to this common and specific structure, we have identified a special structure of the paroral region, made up of a succession of dyades. This organization is also found in other Holotricha and thus permits us to establish relationships with other groups of Ciliates.

The presence or absence of nemadesmes very well developed in certain cases, was used as a cortical structure in order to characterize certain families. In those cases in which their development was pronounced, we have been able to demonstrate the means of their elaboration and to define their internal structure. Their absence permitted us to recognize "replacement structures" essentially consisting of highly organized networks.

We have also drawn attention to zones of ingestion, highly active regions where concomitently both an active phagocytosis and an active pinocytosis occur.

Our observations have led us both to define and justify the existence of the classification of the Hymenostomatida Peniculina, and to recognize and characterize the different families which constitute the classification. We have placed the families Lembadionidae and Stokesiidae next to the already recognized families Frontoniidae, Parameciidae and Urocentridae.

Although the family Stokesiidae (Roque 1961) was created for the genus Stokesia, we have added to its for the time being, the genus Neobursaridium. Other complementary

information concerning the two genera permit us to isolate the genus Neobursaridium or, better, to attach it to the Parameciidae.

The family Lembadionidae encompasses the species of the genus Lembadion, the ultrastructures of which satisfy the criteria defined for the Peniculina. Nevertheless, the originality of these same ultrastructure (a single peniculus, cytoskeleton, cortex, general morphology) appears to us sufficient reason to justify their reclassification into a separate family, as Jankowski (1967) has already done.

The structural organization of the Peniculina, in particular the peniculus, an organization specific to its cortex, which could have supplied a strong argument in favor of classifying them near to the Tetrahymenina, is not developed in its entirely thus implying the relationships of the Peniculina (Lembadion, Urocentrum) to the latter group, as defined by the cortical ultrastructures. In our opinion, only the morphogenesis constitutes a point in common with the Tetrahymenina. Since Turaniella vitrea possesses an ultrastructural organization similar to that which permitted us to characterize the Peniculina, we consider that it can be classified in this suborder.

The suborder of the Peniculina is very diversified but homogeneous in the organization of its typical structural entity : the peniculus. The suborder includes two superfamilies, the Frontoniidaea (Frontoniidae, Stokesiidae, Parameciidae, Lembadionidae and Urocentridae) in which the autonomy of the buccal ciliary system is complete and the Turaniellöïdaea with the genus Turaniella (to which we relate the genus Espenöia) in which the processus of morphogenesis are different.

HISTORIQUE.

L'ordre des Hymenostomatida DELAGE et HEROUARD 1896 groupe un ensemble de Protozoaires Ciliés qui ne présentent pas de grandes particularités quant à leur taille, leur forme et les cils qui les recouvrent uniformément mais qui, par contre, sont des Ciliés Holotriches possédant "une bouche ventrale définie par une véritable ciliature buccale : une zone adorale de membranelles (AZM) sur le côté gauche et une membrane ondulante (UM) sur le côté droit" (Corliss 1956).

Les nombreuses recherches qui ont eu pour but d'élucider les caractères particuliers de la ciliature buccale et les processus morphogénétiques, ont amené les protistologues à reconnaître parmi les Hymenostomatida trois grands types d'appareil buccal et à les diviser cet ordre en trois sous-ordres importants :

s. o. des Tetrahymenina FAURE-FREMIET dans Corliss 1956

s. o. des Pleuronematina " " "

s. o. des Peniculina " " "

Le sous-ordre des Peniculina a pour originalité d'une part la présence de peniculus dans la cavité buccale et d'autre part une bipartition mettant en évidence l'autonomisation du système ciliaire buccal.

La majorité des espèces incluses dans ce sous-ordre sont libres et planctoniques d'eaux douces, quelques-unes vivent dans la vase ou les eaux saumâtres et dans les sables littoraux recouverts par intermittence par l'eau de mer. Leur grande diffusion, la possibilité et la facilité de cultiver certaines espèces qui se prêtent ainsi à toutes sortes d'expériences, sont à l'origine de nombreux travaux. L'analyse détaillée de cette abondante littérature dépasserait largement le cadre que nous nous sommes fixé; cependant il nous semble intéressant de rapporter ici les grandes étapes qui ont marqué les recherches effectuées sur ces Ciliés et de citer les principaux noms qui s'y rattachent.

A - DU MICROSCOPE DE VAN LEEUVENHOECK A 1900.

Un des Protozoaires les plus connus parmi les Ciliés en général et les Péniculiens en particulier, la Paramécie, a été reconnu en 1674 lors de la mise au point du microscope par Van Leeuvenhoeck. A partir de cette date, les chercheurs, qui découvraient pas à pas un monde d'une autre dimension, abordèrent obligatoirement, avec l'étude de "l'infiniment petit", l'observation des Infusoires Ciliés.

Jusqu'aux années 1900 environ, nous assistons aux premiers pas de la systématique des Ciliés. Par petites étapes d'abord, poussés par le seul souci d'identifier, d'inventorier toutes les nouveautés qu'ils découvrent, les auteurs reconnaissent de nombreux Infusoires. Puis les idées et les recherches devenant plus rigoureuses, on en arrive à une systématique de plus en plus précise reposant sur des critères importants.

C'est ainsi qu'après la découverte de Paramecium, Hill (1752) crée le genre et Müller (1773) en fait la première description, donnant de très bons dessins de Paramecium aurelia. Stein (1859-1867) précise dans son Traité les caractères du genre qui sont encore utilisés actuellement. Kent (1880-1882) définit la famille des Parameciidae tandis qu'Ehrenberg (1838) découvre encore d'autres espèces. Si les Paramécies sont les premiers Péniculiens faisant l'objet d'investigations nombreuses, les auteurs élargissent quand même le champ de leurs recherches à d'autres espèces. Ehrenberg et Stein font les premières études sur Frontonia et décrivent Frontonia vernalis puis Frontonia atra, Frontonia acuminata et Cyrtostomum leucas qu'ils assimilent à Frontonia leucas. Nitzsch crée le genre Urocentrum pour Urocentrum turbo déjà décrit par Müller (1786) sous le nom de Cercaria turbo, Lauterborn (1894) le genre Disematostoma pour l'espèce Disematostoma bütschlii. Maupas (1883), Balbiani (1888), Schewiakoff (1889) apportent des précisions sur la morphologie de Frontonia leucas. L'espèce Frontonia marina est créée par Fabre-Domergue (1888). De nombreux travaux paraissent encore pendant cette période où l'inventaire des Ciliés grossit et c'est en 1889 qu'Hertwig confirme l'exactitude de la description minutieuse du péristome et de la ciliature du Paramecium de Maupas (1883) et s'intéresse le premier au processus de la stomatogénèse.

B - DE 1900 AUX RECHERCHES ACTUELLES.

La voie tracée par ces pionniers va conduire à une longue période consacrée à l'étude détaillée des différentes structures buccales et des mécanismes de la stomatogenèse qui permettront d'établir une classification s'appuyant sur des critères autres que ceux relatifs à la morphologie pure.

Après Hertwig, Maier (1903) distingue dans la ciliature buccale des Paramécies deux zones de membranelles. Il nomme la plus antérieure "membrane ondulante". Brodsky (1908) étudie l'appareil fibrillaire de Frontonia leucas, alors que les détails de l'armature pharyngienne des trois espèces : Frontonia acuminata, Frontonia depressa (parvula), Frontonia leucas sont observés simultanément pendant cette période par Penard (1922).
De 1922 à 1930, Wenrich, Liebermann, Rees, Wetzel, Bozler, Gelei, Penard, Bhattia et Mullik approfondissent la morphologie de la cavité buccale où s'étendent les structures ciliaires.

C'est Gelei (1925) qui, reprenant les observations de Rees (1922) et de Wetzel (1925) apporte des précisions sur Paramecium nephridiatum et Paramecium caudatum. A la suite de ces travaux, en 1934, il définit chez Paramecium le vestibule et le cytopharynx; parmi les structures ciliées, il distingue sous le nom de peniculus, l'épais pinceau de cils que les autres auteurs appelaient auparavant "membrane ondulante". De plus, il situe la membrane quadripartite (quadrulus) et la membrane endorale. Gelei reconsidère alors la position systématique faite au genre Paramecium qui, d'après lui, était placé à tort dans les Trichostomes. Il l'inclut dans un nouveau sous-ordre, les Trichohyménostomes. Ses

observations et ses remarques seront confirmées par Lund (1933 et 1941) sur Paramecium multimicronucleatum.

Il ne faut pas croire cependant que le genre Paramecium soit le seul à retenir l'attention des Protistologues. Ceux-ci, stimulés par les travaux de Gelei, vont étendre le champ de leurs investigations, non seulement dans le dessein de découvrir de nouvelles espèces de Ciliés, mais aussi pour essayer de rapprocher au sein d'un même groupe des formes ou des genres très voisins dont on n'avait pas mis exactement en évidence jusqu' alors les caractères communs. Ainsi, le genre Disematostoma (LAUTERBORN 1894) s'enrichit de l'espèce Disematostoma tetraedrica (Fauré-Frémiet 1924). Wenrich (1929) crée le genre Stokesia pour la seule espèce Stokesia vernalis et Kahl (1930-1935) place Urocentrum turbo dans la Famille des Frontoniidae. Il faut attendre 1949 pour que Fauré-Frémiet montre successivement que les membranelles buccales de Frontonia sont comparables aux peniculus de Paramecium, qu'il existe bien chez les Paramécies une membrane quadripartite (quadrulus), un peniculus dorsal et un peniculus ventral, ce qui le conduit à grouper les genres Frontonia et Paramecium parmi les Hyménostomes Péniculiens. Cette idée nouvelle sera confirmée par Yusa (1955-1957).

En 1949, Fauré-Frémiet reconnaît chez Stokesia l'existence de deux peniculus et de trois structures analogues chez Disematostoma tetraedrica. En étudiant la morphogenèse de bipartition chez Urocentrum turbo (1954), il montre que la ciliature orale apparaît comme un système autonome.

Cette série d'observations lui permet de cristalliser les différents courants en faveur de la création du groupe des Hyménostomes Péniculiens pressenti par Gelei qui dans des écrits postérieurs (1954) pensait que Paramecium "devait être considérée comme un Hyménostome proche de Frontonia" dans un groupe qu'il appelait Hyménostomes Vestibulata. Les observations initiales sur les Hyménostomes Péniculiens devaient être précisées et étendues. La majorité d'entre eux, en effet, avaient bien été réunis par Kahl (1930-1935) dans la même Famille des Frontoniidae, mais une grande hétérogénéité y régnait; c'est Roque qui, en 1961, grâce à une étude minutieuse de la morphologie et de la morphogenèse de nombreuses espèces, clarifia et réorganisa la systématique des Hyménostomes Péniculiens.

Le long cheminement des idées avait donc trouvé un aboutissement. Les Hyménostomes Péniculiens se présentaient sous le schéma suivant :

s. o. PENICULINA

- F. des Frontoniidae KAHL 1926
  - g. Frontonia (EHRENBERG 1838)
  - g. Disematostoma (LAUTERBORN 1894)

(genres à rapprocher de Frontonia

- g. Frontoniella (WETZEL 1927)
- g. Clathrostoma (PENARD 1922)

- F. Stokesiidae ROQUE 1961 — g. Stokesia (WENRICH 1929)
- F. Parameciidae KENT 1881 — g. Paramecium (HILL 1752)
- F. Urocentridae CLAPAREDE et LACHMANN 1858 (ROQUE 1961) — g. Urocentrum (NITZSCH 1827)

Entre temps, Dragesco (1954) décrit Frontonia branchiostoma commensal de l'Amphioxus; il fait l'inventaire de nombreux Péniculiens mésopsammiques littoraux (1960), hôtes des collections d'eau de la région de Thonon (1966) ou des mares de la région de Yaoundé (Cameroun) (1970). Furgason, Small et Loeffer (1960) entreprennent une étude comparative de la morphogenèse de l'appareil buccal des Ciliés Hyménostomes. Puis Roque reprend l'étude morphologique de Frontonia microstoma (1961 b) et ajoute, au genre Frontoniella, une nouvelle espèce : Frontoniella marina (1961 c). Diller et Earl (1958) décrivent une nouvelle Paramécie : Paramecium jenningsi; Roque (1966) crée un genre nouveau qu'elle inclut dans la famille des Parameciidae, le genre Faurella avec l'espèce Faurella thermalis. Small et Profant (1960 et 1968) présentent une interprétation nouvelle de la morphologie de Frontonia leucas. Gil et Perez-Silva (1964 a, b, c-1965-1966) publient une série d'articles concernant la ciliature buccale de Frontonia leucas, Frontonia depressa, Frontonia acuminata. Tuffrau et Savoie (1961) reprennent les premières observations de Gelei sur Disematostoma colpidioïdes et donnent de cette espèce une étude morphologique détaillée.

L'établissement de la systématique et de la phylogénie des Hyménostomes exige la connaissance précise des processus de morphogenèse, non seulement chez les espèces très connues, mais également chez d'autres plus délaissées jusqu'alors.

C'est pourquoi, Tuffrau (1963) reconsidère la position systématique du genre Lembadion. Nilsson (1962), Thurston (1964) et Dragesco et Tuffrau (1967) effectuent une série d'observations sur Neobursaridium gigas; Iftode et Versavel (1968) et Iftode, Versavel et Didier (1969) s'intéressent à Turaniella vitrea et montrent les processus particuliers de la morphogenèse chez ce Cilié. Pour pouvoir décider de l'incorporation de ces genres par-

mi les Péniculiens, il faudra attendre les données complémentaires de la microscopie électronique comme nous le verrons plus loin.

A côté de ce tableau général retraçant l'existence des Hyménostomes Péniculiens, une famille doit être mentionnée : celle des Ophryoglenidae. Ces Ciliés placés en marge des Péniculiens (Corliss en 1956 les classait parmi les Hyménostomes Tétrahyméniens et Roque ne les mentionnait pas en 1961) sont considérés par certains auteurs comme pouvant faire partie des Hyménostomes Péniculiens. Une controverse est actuellement engagée à leur sujet, car depuis quelques années, l'étude de leur morphologie, de leur systématique et de leur biologie a été reprise.

Il faut tout d'abord se référer aux travaux de base comme ceux de Mugard (1948-1949), de Grassé et Mugard (1961), de Canella et Rocchi-Canella (1964), de Savoie (1961-1962 a -1962 b-1966) sur de nouvelles espèces : Ophryoglena hypertrophica, Ophryoglena mugardi, Ophryoglena faurei, Ophryoglena catenula et de Roque et Savoie (1966) sur Ophryoglena gelifera, Ophryoglena mucosa et Ophryoglena multimicronucleata.

Il faut ensuite citer les études de la morphogenèse de bipartition et de l'ultrastructure faites par Roque, de Puytorac et Savoie (1965) sur Ophryoglena bacterocaryon, par Roque et de Puytorac (1967) sur Ichthyophthirioïdes browni, par Roque, de Puytorac et Lom (1967) sur Ichthyophthirius multifiliis et par de Puytorac (1969) sur l'élaboration des fibres tubulaires chez les Ophryoglènes.

Il nous faut enfin mentionner les travaux portant sur leur biologie : les expériences de régénération et l'analyse du comportement en milieux variés (de Puytorac et Paret 1965; Albaret 1966-1968; Mugard et Rouyer 1966-1967; Rouyer, Rouyer-Mugard et Lamy 1970), l'étude de l'équipement enzymatique en relation avec leur régime particulier (Méténier 1970).

C - LE DEVELOPPEMENT DE LA PHYSIOLOGIE ET DE LA GENETIQUE.

Les procédés de culture sur milieu partiellement contrôlé ou axénique, ont largement contribué à la réalisation de nombreuses expériences de physiologie et de génétique. Sans être aussi abondantes que celles qui concernent la physiologie des Tétrahyméniens, il faut souligner qu'un certain nombre de recherches ont été effectuées sur le métabolisme respiratoire, digestif ou excréteur de Paramecium essentiellement.

Mais c'est avant tout dans le domaine de la génétique des Protozoaires que les Paramécies ont été reconnues comme un matériel de choix.

Depuis la découverte des "mating types" par Sonneborn (1937-1938) sur Paramecium aurelia, les techniques de recherches en génétique n'ont cessé de se multiplier et de s'étendre à d'autres espèces. Nous renvoyons les lecteurs aux ouvrages généraux ou aux mémoires originaux de Sonneborn (1947-1950), Wichtermann (1953), Beale (1954), Preer (1967), Vivier (1960), Génermont (1962-1966) et Dupy (1969) qui font le point sur nos connaissances actuelles et laissent présager des recherches futures.

D - LA MICROSCOPIE ELECTRONIQUE.

La microscopie électronique a permis de révéler durant ces dernières années un nombre insoupçonné de détails ultrastructuraux chez les Protozoaires en général.

Une fois de plus, c'est le genre Paramecium qui occupe une place de choix dans les investigations. Cependant très peu d'espèces ont été étudiées.

Metz, Pitelka et Westfall (1953) puis Sedar et Porter (1955) étudient les systèmes fibrillaires des Paramécies. Ehret et Powers (1957-1959) présentent les premières reconstitutions du cortex d'après leurs observations sur Paramecium aurelia. Paramecium caudatum, Paramecium bursaria et Paramecium multimicronucleatum. Les connaissances ultrastructurales des Paramécies sont approfondies par Stewart et Muir (1963). Ehret et de Haller (1963), Pitelka (1963 a et b-1964 et 1965), Pitelka et Child (1964), Yusa (1957-1964), Hufnagel (1966-1967-1969), Jurand et Selman (1969) et Ehret et Mac Ardle (1971). Pitelka fait état des connaissances sur les systèmes fibrillaires des Paramécies dans une mise au point plus générale (1968).

Les "trichocystes" des Péniculiens ont été observés par Jakus (1945) et Jakus et Hall (1946) chez Paramecium, par Beyersdorfer et Dragesco (1952 a et b) chez sept espèces de Paramécies et chez Frontonia, par Rouiller et Fauré-Frémiet (1957 a) chez Frontonia atra (trichocystes fusiformes), par Wohlfarth-Bottermann (1950-1952-1953) et Stockem et Wohlfarth-Bottermann (1969) chez Paramecium caudatum, par Yusa (1963-1965) chez Paramecium caudatum et Frontonia vesiculosa.

A ces travaux sur la morphologie des "trichocystes" s'ajoutent des études sur l'induction de la décharge (Schuster, Prazak et Ehret 1967), sur l'influence des UV sur la génèse de ces derniers ainsi que des cils chez Paramecium aurelia (de Haller 1968-1969) et sur l'analyse biochimique après extraction (Stears, Beisson et Marchesi 1969).

Les éléments du cytoplasme font l'objet des recherches de Wohlfarth-Bottermann (1958) et de Schneider (1959 a). Le chondriome et les ribosomes sont plus particulièrement étudiés par Powers, Ehret et Roth (1954-1955). Tsujita, Tsuda et Watanabe (1956), chez Paramecium, l'appareil de Golgi par Kennedy (1967) chez Frontonia leucas.

Les problèmes posés par les vacuoles digestives et pulsatiles sont abordés par Fauré-Frémiet et Rouiller (1959), Jurand (1961), Schneider (1959 b-1960-1964 a et b), Pitelka (1964) et Estève (1970) chez Paramecium.

L'appareil nucléaire au cours de la division et pendant la conjugaison fait aussi l'objet des observations de Dippell et Sonneborn (1957) sur Paramecium aurelia et par Tsujita, Watanabe et Tsuda (1957) sur le macronoyau de Paramecium; lors de la conjugaison, Vivier (1961), Vivier et André (1961 a et b), André et Vivier (1962) et Inaba, Siganuma et Imamoto (1966) étudient les nucléoles et les inclusions fibrillaires du macronoyau de certaines souches de P. caudatum, ainsi que les échanges nucléaires, tandis que Schneider (1963) s'intéresse à la désagrégation et à la réorganisation de la membrane cellulaire; de Puytorac et Blanc (1967) décrivent les modifications ultrastructurales subies par les micronoyaux au cours de leur transformation en macronoyau chez Paramecium caudatum après la conjugaison.

Tous ces travaux cependant ne permettent pas de déceler des différences essentielles entre les Péniculiens et les autres Ciliés. Ce sont les caractères ultrastructuraux de la région buccale qui présentent de ce point de vue le plus d'intérêt, et qui, comme ils ont déjà servi à le faire pour divers groupes, permettront de caractériser les Péniculiens.

L'étude détaillée de ces caractères a déjà été entreprise ces dernières années par Ehret et Powers (1957), Pitelka (1964), Schneider (1964 a et b) sur des Hyménostomes Péniculiens appartenant au genre Paramecium.

Nos connaissances sur ce sujet ont été exposées par Pitelka (1963 a-1968), par Jurand et Selmann (1969) et Ehret et Mac Ardle (1971) dans des ouvrages de synthèses traitant des ultrastructures des Paramécies et des Ciliés en général.

En résumé, actuellement, le sous-ordre des PENICULINA est unanimement retenu par les systématiciens, mais des divergences d'opinion séparent les auteurs (Small, nu par les systématiciens, mais des divergences d'opinion séparent les auteurs (Small, Corliss, ayant été examinées en microscopie électronique, le but de notre travail a donc été l'observation détaillée et comparée de l'ultrastructure de 12 espèces de Péniculiens.

C'est donc à l'étude des caractères ultrastructuraux et plus particulièrement du cortex et de la région buccale de certains Hyménostomes Péniculiens que nous nous sommes attaché, en essayant de dégager quelques éléments typiques qui, s'ajoutant à ceux que nous possédons grâce à la microscopie photonique, permettront de vérifier si ces Protozoaires se différencient nettement des autres Hyménostomes et d'envisager alors leurs relations avec les autres groupes.

MATERIEL ET TECHNIQUES.

A - ESPECES UTILISEES - CULTURES.

Les recherches morphologiques nécessitent à la fois des récoltes fréquentes et abondantes dans la nature et de nombreuses cultures d'espèces bien déterminées, sur des milieux sélectionnés. Tous les Infusoires que nous avons observés ont été obtenus par ces deux méthodes.

Nous avons pu effectuer de nombreux prélèvements dans la région clermontoise dans les fossés temporaires, les étangs, les mares et les lacs. C'est à partir des échantillons récoltés de préférence au printemps et en automne que nous avons étudié quelques espèces d'Hyménostomes. La plupart ont pu être isolées à partir de leur biotope naturel et cultivées in vitro sur un milieu de support en présence d'autres Protozoaires (Flagellés, Ciliés) ou de Bactéries, qui constituent leur nourriture préférentielle; d'autres ont été conservées dans leur milieu d'origine; quelques souches nous ont été aimablement fournies par Mrs. les Professeurs Sonneborn et Génermont et par le Centre de Recherches Hydrobiologiques du C. N. R. S.

Nous dresserons ici la liste des espèces étudiées, en précisant pour chacune le lieu de récolte ou la provenance, ainsi que les particularités nécessaires à sa culture et à sa conservation.

α/ Frontonia leucas (EHRENBERG 1838).

Cette forme, très fréquente dans les eaux douces que nous avons prospectées, se trouve en abondance à la surface de la vase qui recouvre le fond des pièces d'eau. Trois gites se sont révélés particulièrement riches, ce sont :

le Creux de Pisseport (Besse-en-Chandesse, P. d. D.)
l'étang des Palanquins (Dompierre-sur-Besbre, Allier)
les mares de Randan (P. de D.).

Cette espèce est capable de supporter de grandes variations de température (Roque 1961 a), nous l'avons toujours trouvée en grand nombre dans des eaux dont la température oscillait entre 12° et 16°. Dans le milieu originel, les Ciliés présentent un cytoplasme bourré d'ingestas divers où l'on reconnaît le plus souvent des Diatomées, des Desmidiées et des Cyanophycées.

Comme l'a constaté Roque (1961 a), en vérifiant les observations de Goldsmith (1922), de Sandon (1932) et de Brook (1952), si Frontonia leucas ingère très bien les différentes algues qui se cultivent facilement, par contre, il n'est pas possible d'obtenir des cultures durables de Frontonia leucas nourries avec ces dernières.

Nous avons donc conservé Frontonia leucas en déposant au fond d'un cristallisoir de la vase fraîchement récoltée et recouverte d'eau prise lors du prélèvement. Dans ces conditions, les Ciliés s'élèvent très bien en les maintenant à une température de 18°. Ce mode de "culture" nous a permis d'avoir une prolifération assez abondante des Ciliés, et ceci pendant plusieurs mois.

β/ Frontonia atra (EHRENBERG 1838) - Frontonia depressa (STOKES 1886 = F. parvula PENARD 1922).

Ces deux espèces ont été trouvées souvent associées aux Frontonia leucas. Frontonia atra est planctonique et vit dans des eaux claires; Frontonia depressa (= parvula) peut être récoltée dans les mêmes biotopes que la précédente et aussi dans des mousses où elle s'enkyste et supporte très longtemps la sècheresse. Les principaux gites sont :

Cournon (P. de D.)
Randan (P. de D.)
Varennes-sur-Morges (P. de D.)
Courpière (P. de D.)
Tourbières de Granvaux (Sologne)
Mare à Piat (Forêt de Fontainebleau).

Les meilleures récoltes ont été effectuées en Auvergne au printemps (Mars - Avril) et en automne (Septembre - Octobre). La température de l'eau au moment des prélèvements était respectivement pour ces deux périodes entre 10° et 12° et entre 12° et 18°.

Nos premières souches de Frontonia atra nous avaient été fournies par le Centre de Recherches Hydrobiologiques de Gif-sur-Yvette et provenaient des tourbières de Granvaux (Sologne).

Leur conservation est assurée sur un milieu support : eau d'Evian ou de Volvic auquel on ajoute une nourriture appropriée, à savoir des Cryptomonas curvata eux-mêmes entretenus sur une solution saline (L + c) de Lefèvre (1952) avec adjonction de peptone. Ce milieu est plus connu sous le sigle de milieu (L. C + P) et sa composition est la suivante :

	Eau bidistillée	1000 cc.
	Nitrate de Potassium (KNo_3)	100 mg.
	Phosphate bipotassique ($Po_4\ HK_2$)	40 mg.
	Sulfate de Magnésium ($So_4\ Mg$)	30 mg.
L ± C	Nitrate de Calcium $(No_3)_2\ Ca$	40 mg.
	Perchlorure de Fer	traces
	Extrait de terre (100 gr. de terre de jardin + 500 cc. H_2O bidistillée : 20 minutes à 120°)	7,5 cc.
	Extrait de Sphaigne	7,5 cc.
+ P	Peptone Difco	125 mg.

Le mélange est réparti dans des tubes à essais à raison de 10 cc. par tube; ces derniers sont bouchés au coton non cardé et stérilisés à l'autoclave pendant 20 minutes à 120°. C'est sur ce milieu que sont repiqués les Cryptomonas curvata qui sont stockés et se développent très bien dans une étuve à 20° éclairée 12 heures sur 24.

Nous possédions une souche d'Haematococcus pluvialis entretenue sur le milieu 4 préconisé par le catalogue "of laboratory strain of free-living on parasite Protozoa" de la Society of Protozoologists (1958) dont la composition est la suivante :

Eau distillée	90 ml.
Nitrate de Sodium	10 mg.
Phosphate bipotassique	2 mg.
Sulfate de magnésium	2 mg.

Extrait de terre (1 kg. de terre de jardin, 1 litre d'eau bidistillée. Faire bouillir 1 heure, décanter le liquide, filtrer et stériliser 20 minutes à 120° après 2 à 3 jours).

Nous avons essayé de cultiver Frontonia atra et Frontonia depressa (= parvula) en utilisant Haematococcus pluvialis comme nourriture. Nous avons procédé en boîte de Pétri de 5 cm. de diamètre dans lesquelles nous déposons un mélange à parties égales d'eau de Volvic et de culture d'Haematococcus pluvialis, l'ensemble n'excédant pas 10 à 12 cc. Dans ce milieu, nous introduisons une centaine de Ciliés et nous plaçons les batteries de boîtes dans une étuve à la température de 20° C. Les résultats obtenus sont excellents pour les deux espèces et nous avons préféré par la suite Haematococcus pluvialis à Cryptomonas curvata, comme nourriture. Dans ces conditions de température et de milieu, un repiquage régulier (tous les 8 jours) est nécessaire. Il est possible d'espacer ces repiquages en entretenant uniquement des "cultures stocks" à 12° C. La multiplication des Ciliés est ralentie et ne demande plus alors qu'un repiquage tous les 15 jours.

Il faut ajouter que Frontonia atra peut aussi se nourrir d'Euglena gracilis (Fauré-Frémiet 1961).

En résumé, pour les espèces du genre Frontonia, nous voyons que leur récolte est aisée et que leur entretien ne présente pas de difficulté majeure, excepté pour Frontonia leucas. Le mode de culture employé pour les deux autres espèces de Frontonia peut être généralisé à d'autres Ciliés : un milieu support (eau de Volvic) et une nourriture préférentielle ou obligatoire, elle-même entretenue sur un milieu approprié.

2. Genre Disematostoma (LAUTERBORN 1894).

Trois espèces ont été récoltées dans des milieux qui diffèrent à la fois par la température de l'eau et par la nature des collections d'eau où ont lieu les prélèvements.

Ces espèces sont :

- Disematostoma tetraedrica (FAURE-FREMIET 1924), récoltée à la Mare aux Evées (Fontainebleau)
  et à Courpière (P. de D.).

- Disematostoma invallatum (GELEI 1954) récoltée
  à Ballancourt (région parisienne)
  et à Randan (P. de D.).

- Disematostoma colpidioïdes (GELEI 1954) récoltée
  à Busigny (Nord)
  et à Ballancourt (région parisienne).

Les deux premières espèces citées, planctoniques, vivent dans des eaux claires et froides dont la température varie entre 9° et 12°. Disematostoma colpidioïdes a été récoltée dans des eaux polluées. Ces deux dernières espèces se conservent et se multiplient abondamment sur un milieu support qui est comme pour Frontonia atra et Frontonia depressa (= parvula), l'eau de Volvic, mais avec une nourriture qui est constituée de Chlamydomonas entretenus sur le milieu 4. Il faut noter que Disematostoma invallatum accepte aussi Euglena americana cultivée sur le milieu (L. C + P). Par contre, Disematostoma tetraedrica, qui ingère elle aussi Euglena americana, nous a créé quelques difficultés; elle s'est montrée plus fragile que les autres et très sensible aux variations de température. Vivant généralement dans des eaux froides à 9 ou 10°, elle supporte difficilement des températures supérieures à 15°. Comme pour les Frontonia, le repiquage des "cultures stocks" peut se faire tous les 15 jours à 12° C et il peut être amené à 8 jours à 20° C sauf pour D. tetraedrica qui supporte mal cette température.

Les espèces de Ciliés appartenant aux genres Frontonia et Disematostoma sont donc toutes phytophages, ont besoin pour leur culture du même milieu de support : l'eau de Volvic et sont alimentées chacune avec sa nourriture préférentielle qui peut être Euglena gracilis, Cryptomonas curvata, Haematococcus pluvialis ou Chlamydomonas.

3. Genre Paramecium (HILL 1752).

Les espèces utilisées ont été essentiellement Paramecium caudatum (EHRENBERG 1833) variété 8, et Paramecium aurelia (MULLER 1773) variété 1 souche 90. Ces 2 espèces, les plus connues de la famille des Parameciidae (KENT 1881), sont conservées très facilement au laboratoire en tubes à essais dans des infusions de blé pour Paramecium caudatum et dans du bouillon de laitue pour Paramecium aurelia.

a/ Solutions stocks de milieu.

α/ Infusion de blé.

On introduit 10 cc. d'eau distillée dans chaque tube à essai et un grain de blé préalablement lavé et rincé à l'eau distillée selon les techniques de Vivier (1960). Les tubes bouchés au coton non cardé sont stérilisés à l'autoclave pendant 10 minutes à 110°.

β/ Bouillon de laitue.

(Ce milieu correspond au milieu 47 du catalogue de la Society of Protozoologists 1958).

Des feuilles de laitue triées sont séchées au four à sec. Dans un ballon renfermant 1 litre d'eau bidistillée, on ajoute 1,5 gr. de laitue sèche et 1 bâton de craie carrée ($Ca\ Co_3$). Le liquide est chauffé jusqu'à ébullition et celle-ci est maintenue pendant 10'. Après avoir laissé reposer le mélange, on le filtre et on le répartit dans les tubes (10 cc. par tube). Comme pour le milieu précédent, les tubes sont bouchés et stérilisés à 120° pendant 20'.

La nourriture des Ciliés est constituée par des bactéries Aerobacter aerogenes (fournies par l'Institut Pasteur), qui sont entretenues sur un milieu solide gélosé composé de :

bacto-beef extract (Difco)	0,6 gr.
bacto-peptone (Difco)	1 gr.
bacto-agar (Difco)	3 gr.

dissous dans 200 cc. d'eau distillée. Le mélange est ensuite réparti dans des tubes à essai à raison de 3 à 4 cc. par tube et stérilisé à 120° pendant 20 minutes, puis refroidi sur un plan incliné.

b/ Utilisation des milieux.

α/ Préparation des "bactéries fraîches".

A partir du stock de bactéries, on confectionne une nourriture faite de "bactéries fraîches", c'est-à-dire repiquées sur le milieu gélosé et placées soit une nuit à 37° soit 24 heures à 28°. Les bactéries sont ensuite conservées en réfrigérateur à 4°.

β/ Préparation du milieu nutritif.

Un flacon renfermant du bouillon de laitue (solution stock) est ensemencé avec des "bactéries fraîches" conservées sur un milieu gélosé. Il est placé ensuite à l'étuve pendant 24 heures à 28° ou une nuit à 37° (Sonneborn 1950).

Ce milieu nutritif très riche en bactéries peut être stocké à 4° pendant une semaine à condition de lui éviter des séjours prolongés à la température ambiante de 20-25°, lors des utilisations intermittentes.

c/ Culture des Ciliés.

Le repiquage des Ciliés consiste à introduire directement dans les tubes une petite quantité d'individus et à ajouter, en fonction de ce nombre, une certaine quantité de milieu nutritif fraîchement préparé. Deux cas sont à envisager ici, d'une part la culture pour la conservation, d'autre part la culture pour l'expérimentation.

La conservation : pour P. caudatum, comme pour P. aurelia, il suffit de repiquer les Ciliés dans le tube stérile d'infusion de blé pour les premiers, dans du bouillon de laitue pour les seconds et d'ajouter 2 à 4 cc. de milieu nutritif à bactéries. La conservation se fait à la température de 20°.

L'expérimentation : le repiquage s'effectue de la même façon, pour P. caudatum que l'on nourrit avec 5 cc. de milieu nutritif par tube. Par contre, la température doit être de 25°. En effet, c'est à cette température que les divisions de cette espèce sont les plus nombreuses (Propper, 1965). P. aurelia est nourri avec 10 cc. de milieu nutritif et la température idéale pour obtenir des cultures très riches est ici de 27 à 28°.

Dans les deux cas, la bonne marche des cultures est liée au pH du milieu total qui doit se situer entre 6, 8 et 7.

Dans le cas de culture de conservation, P. caudatum nécessite des repiquages toutes les 2 à 3 semaines et P. aurelia tous les 8 jours. En expérimentation, les repiquages doivent être effectués tous les 3 à 4 jours.

4. Genre Faurella (ROQUE 1966).

Faurella thermalis (ROQUE 1966) récolté à Joze à la source thermale de Médragues dans le Bassin de Vichy, est un Cilié assez rare vivant dans des conditions particulières. Nous rapportons ici, à titre indicatif, l'analyse selon Treichot de l'eau de la source Daguillon de Médragues, pour donner un aperçu du biotope très particulier dans lequel vit Faurella thermalis.

Analyse pour 1 litre d'eau minérale à la température de 14° :

Acide Co^2 libre	0,310 gr.
Bicarbonate de Na	1,677 gr.
Bicarbonate de K	0,225 gr.
Bicarbonate de Ca	1,528 gr.
Bicarbonate de Magnésie	0,896 gr.
Sulfate de Na	0,257 gr.
Phosphate de Na	traces
Chlorure de Sodium (Na Cl)	0,925 gr.
Chlorure de Caldium	0,030 gr.
Arsénate de Na	traces
Silice	0,140 gr.
Matières organiques	traces
Total non compris l'acide carbonique	5,145 gr.
avec l'acide carbonique	5,464 gr.

Le milieu très particulier dans lequel il est possible de le récolter, pose un problème certain pour sa conservation au laboratoire.

Il est très difficile de le garder dans son milieu naturel comme nous l'avons fait pour Frontonia leucas. En effet, d'une part la température ambiante du laboratoire est très différente de celle du milieu initial; d'autre part, alors que l'eau du milieu naturel est constamment régénérée (source), il se produit, dans les échantillons ramenés au laboratoire, des transformations, dues au changement de pH du milieu et à une très grande évaporation, qui entraînent une mort rapide des Infusoires.

Nous avons cependant réussi à entretenir pendant 4 à 5 semaines des cultures obtenues à partir d'une dizaine d'individus. Pour cela, nous avons confectionné un milieu à base de bouillon de laitue. A quelques centimètres cubes de bouillon de laitue (2 à 4 cc. environ) déposés au fond d'une coupelle, nous ajoutons une quantité égale du milieu d'origine filtré plusieurs fois. La nourriture est constituée d'Aerobacter aerogenes dispensés en très petite quantité. Les coupelles ainsi ensemencées sont maintenues à une température ne dépassant pas 18°. Un repiquage tous les 8 jours permet de maintenir les cultures pendant un mois; passé ce laps de temps, les cultures dégénèrent et on doit les recommencer à partir d'individus pris dans la nature.

- Abréviations correspondant au tableau n° 1 -

N	=	nature
C	=	culture
B. C.	=	Besse-en-Chandesse (P. de D.)
Co	=	Cournon (P. de D.)
Cou	=	Courpière (P. de D.)
Do	=	Dompierre-sur-Besbre (Allier)
Gif	=	Laboratoire de Recherches Hydrobiologiques du C. N. R. S.
G. R.	=	Granvaux (région parisienne)
JO	=	Joze (P. de D.)
Lo	=	Lozère
M. E.	=	Mare aux Evées (Fontainebleau)
M. P.	=	Mare à Piat (Fontainebleau)
ENS	=	Ecole Normale Supérieure (Laboratoire de Zoologie, Pr. Génermont)
I. U.	=	Indiana University (Pr. Sonneborn)
V	=	eau de Volvic
L	=	infusion de laitue
B	=	milieu de blé
Aa	=	Aerobacter aerogenes.

Espèces étudiées	Source	Origine	Culture de conservation	Culture d'expérimentation
A. Phytophages				
Frontonia leucas (EHRENBERG 1838)	N	B. C. Do Rd	macérations t° 18 - 19°	macérations t° 18 - 19°
Frontonia depressa (STOKES 1886. = parvula PENARD 1922)	N	Co, Rd, Va, Cou, GR.	V + Cryptomonas curvata ou Haematococcus pluvialis t° 12°	V + Cryptomonas curvata ou Haematococcus pluvialis t° 20°
Frontonia atra (EHRENBERG 1838)	N	Co, Rd, Va, Cou, GR.	idem	idem
Disematostoma tetraedrica (FAURE-FREMIET 1924)	N	M. E, Cou	V + Euglena americana ou Chlamydomonas t° 12°	V + Euglena americana ou Chlamydomonas t° 20°
Disematostoma colpidioïdes (GELEI 1954)	C	Gif	idem	idem
Disematostoma invallatum (GELEI 1954)	N et C	Gif Rd	idem	idem
B. Bactériophages				
Paramecium caudatum (EHRENBERG 1833)	C	I. U	B + A. a. t° 20°	B + A. a. t° 25°
Paramecium aurelia (MULLER 1773)	C	ENS	L. + A. a. t° 20°	L. + A. a. t° 27° - 28°
Faurella thermalis (ROQUE 1966)	N	JO.	milieu d'origine	1 vol. L. + 1 vol. milieu d'origine t° 18° + A. a.
Urocentrum turbo (MULLER 1786)	N	Co. Lo.	macérations t° ambiante	macérations t° ambiante
C. Carnassiers				
Turaniella vitrea (BRODSKY 1925)	N	Gif	V + Colpidium campylum t° 18°	V + Colpidium campylum t° 22°

Tableau n° 1 - Liste des principales espèces étudiées.

5. Genre Urocentrum (NITZSCH 1827).

Urocentrum turbo (MULLER 1786) est un Cilié planctonique d'eau douce qui résiste très bien aux variations de température. Nous l'avons récolté en Auvergne à Cournon (P. de D.), Besse-en-Chandesse (P. de D.) et nous avons reçu quelques prélèvements faits à Lozère (Sologne).

Nous n'avons pu entretenir une culture de ce Cilié bien qu'il se nourrisse de bactéries (Roque 1961 a). Ce fait nous avait été signalé aussi par F. Iftode et G. Versavel (communication personnelle).

Comme pour Frontonia leucas, nous avons eu recours à des macérations. Lors des prélèvements à Cournon, dans une ancienne fosse de rouissage, nous avons recueilli des mousses en grande partie immergées. Ramenées au laboratoire, ces mousses ont été placées dans un cristallisoir; l'humidité a été maintenue en les arrosant sans les noyer avec de l'eau préalablement filtrée, provenant du biotope naturel.

Au bout de quelques jours, plusieurs espèces de Ciliés s'étaient développées mais l'espèce prépondérante était Urocentrum turbo. Nous avons pu conserver ainsi cette espèce en grande abondance pendant plusieurs mois, à la température du laboratoire (18 - 20°) en prenant soin d'hydrater les mousses fréquemment avec de l'eau de Volvic.

6. Genre Turaniella (BRODSKY 1925).

Turaniella vitrea (BRODSKY 1925) est un Cilié carnassier d'eau douce récolté dans un petit cours d'eau qui traverse le parc du C. N. R. S. à Gif-sur-Yvette. La nourriture préférentielle s'est révélée être Colpidium campylum (Iftode, Versavel et Didier 1969). Les Colpidium sont cultivés sur le milieu d'infusion de blé auquel il faut ajouter avant le repiquage, la valeur d'un petit pois de jaune d'oeuf dur préalablement séché au four à sec. Ils sont ensemencés et nourris avec quelques gouttes de milieu nutritif à bactéries fraîches et placés à 22°, ce qui permet d'obtenir des populations très abondantes, qui demandent à être repiquées fréquemment (tous les trois jours).

Placés à 22° C, avec une nourriture suffisante, les Turaniella se divisent 2 à 3 fois en 24 heures, donnant des petites formes (150 μ de long sur 100 μ de large - Iftode, Versavel et Didier 1969) qui ingèrent très rapidement la nourriture; de ce fait certains individus acquièrent vite une grande taille (250 μ de long sur 150 μ de large); il faut alors veiller à ce que la nourriture ne manque pas car les grandes formes deviennent cannibales dès que les Colpidium viennent à manquer; il est donc prudent de rajouter un peu de Colpidium entre les repiquages qui se font tous les 8 jours.

Nous récapitulons dans le tableau n° 1 la liste des différentes espèces dont nous avons pu disposer, en indiquant leur source, leur origine et le mode de culture employé pour leur conservation et pour l'expérimentation.

B. - EXAMEN SUR LE VIVANT.

Les Ciliés vivants ont été observés soit après coloration vitale au rouge neutre soit surtout au microscope à contraste de phase après avoir été triés et immobilisés, pour faciliter leur observation; deux méthodes d'immobilisation ont été employées.

1. Immobilisation par le sulfate de nickel.

Après avoir isolé quelques individus dans une "salière" contenant du milieu de culture frais, nous ajoutons quelques gouttes d'une solution de sulfate de nickel à 1 % (Tartar 1950). Le sulfate de nickel ralentit les mouvements ciliaires des Infusoires que l'on transporte sur lame pour l'observation microscopique.

2. Immobilisation par le méthocel.

Comme le nickel, le méthocel arrête le mouvement des cils et favorise une observation prolongée. Sur une lame, nous avons déposé une goutte de méthocel à 1 % et nous y avons introduit des Ciliés pour les observer (Albaret 1966).

C. - MICROSCOPIE OPTIQUE APRES FIXATION ET COLORATION.

L'examen des Ciliés, après fixation, a permis de compléter les observations réalisées sur le vivant et de déterminer exactement les espèces en nous apportant des renseignements sur l'organisation corticale, les ciliatures somatiques et buccales et les systèmes fibrillaires.

1. Les fixateurs employés sont principalement pour les frottis à sec :

vapeurs d'OsO_4, vapeurs de formol à 10 %, Nissenbaum; pour les frottis à la gélose : vapeurs d'OsO_4, Champy, Da Fano salé, picroformol de Bouin.

2. Les colorants suivants ont été utilisés pour l'examen en microscopie optique :

- Bleu de méthylène
- Hématoxyline de Heidenheim suivie ou non de coloration cytoplasmique à l'éosine, ou au vert lumière, glychémalun-éosine, bleu polychrome.
- pour l'étude des noyaux et en particulier du macronoyau, nous avons utilisé très souvent le mélange suivant :

carmin acétique	21 parties
acide acétique glacial	4,6 "
acide chlorhydrique fumant	0,4 "
vert rapide (sol. alcoolique à 1 %)	2 "
eau distillée	8 "

Cette coloration est très rapide, elle peut être pratiquée directement sur les Ciliés et l'observation ne nécessite pas l'adjonction d'une lamelle sur la préparation.

- pour les systèmes fibrillaires : imprégnation à l'argent selon Chatton et Lwoff (1936) ou modifiée par Corliss (1953), protargol, selon la méthode de Bodian revue par Tuffrau (1967), sans résultat très satisfaisant sauf pour Turaniella vitrea, bleu de bromophénol mercurique selon Roque (1961 a) qui met en évidence après éclatement du Cilié les fibres protéiques.

- pour l'étude générale (cinétome et morphologie), les colorations négatives à la nigrosine (Deflandre 1929 et Deroux et Faidy 1966) n'ont pas donné de résultats très appréciables. Le plus souvent, c'est la méthode classique d'imprégnation à l'argent selon Chatton et Lwoff qui a été utilisée. La méthode de Bodian n'a pas toujours donné de préparations très lisibles du fait du grand nombre des cinéties très serrées qui recouvrent les Ciliés. Seul Turaniella vitrea s'est montré un bon matériel pour l'utilisation de cette coloration.

D - MICROSCOPIE ELECTRONIQUE.

Nous nous sommes efforcé de toujours fixer les Protozoaires dans les mêmes conditions physiologiques. Comme nous avons affaire à des individus dont le cytoplasme est bourré d'ingestas divers, nous attendons que les cultures entrent en phase logarithmique de croissance. Après deux à trois centrifugations modérées dans de l'eau de Volvic, nous déposons les Ciliés ainsi concentrés et lavés dans des boîtes de Pétri sans nourriture.

Les cultures sont examinées régulièrement à la loupe binoculaire et dès que les ingestas sont résorbés et que les Infusoires s'éclaircissent, nous commençons des séries de fixations.

Les Ciliés sont alors à nouveau centrifugés, lavés et concentrés dans des "salières" dans un très petit volume de liquide; ils sont ainsi prêts à être fixés. Ce mode de concentration n'est possible qu'avec les espèces cultivées sur des milieux partiellement contrôlés; pour celles que nous avons utilisées directement à partir des prélèvements ou des macérations, le tri de lavage et la concentration sont réalisés à la micropipette.

Parmi les fixateurs employés, le tétroxyde d'osmium s'est de loin révélé le meilleur. Nous l'utilisons le plus souvent soit associé au tampon Palade (1952) dans les proportions suivantes : 2 volumes d'OsO_4 à 2 % pour 1 volume de tampon, soit associé au tampon phosphate en proportions égales : 1 volume de tampon pour 1 volume d'OsO_4 à 2 % ou 4 %. Ces fixateurs nous ont permis une observation satisfaisante des très fins systèmes fibrillaires. La durée de la fixation ne dépasse jamais 40 minutes, les rinçages dans les tampons appropriés sont nombreux (4 à 5 fois) et toujours de courte durée (5 minutes).

Avant de réaliser les inclusions dans l'Epon selon la technique de Luft (1961), les Ciliés sont, soit enrobés dans la gélose, soit rassemblés dans un caillot de fibrinogène selon la méthode de Charret et Fauré-Frémiet (1967). Les coupes sont réalisées avec les ultramicrotomes Porter-Blum MT_2 et Reichert OMU 2 et recueillies sur des grilles sans membrane. Elles sont colorées à l'acétate d'uranyle en solution aqueuse saturée et contrastées ensuite par le citrate de plomb selon Reynolds (1963) ou selon la technique de Millonig (1961) puis examinées au microscope électronique Elmiskop I Siemens sous une tension de 80 kv.

E - NOMENCLATURE.

Dès que l'on souhaite orienter convenablement les cinétosomes par rapport à la direction générale de la cinétie, on se heurte au problème de la numérotation des triplets. S'il a été résolu en ce qui concerne le cil ou le flagelle (Bradfield 1955; Afzelius 1959-1960 -1961; Gibbons 1961) aucune précision n'avait été faite pour le cinétosome. Cependant Grain (1969), s'appuyant sur l'observation de nombreuses sections de cinétosomes concluait que le triplet n° 1 est postérieur et souvent placé sur l'axe de la cinétie. La numérotation se fait donc en partant du triplet n° 1 dans le sens des aiguilles d'une montre lorsqu'on regarde le cinétosome par son extrémité proximale. D'autre part, la présence de fibres postciliaires permet de déterminer le triplet n° 9.

Nous avons adopté cette numérotation chaque fois que nous avons eu à discuter de l'orientation des cinéties. Il nous faut cependant préciser qu'une rotation très faible d'un cinétosome sur lui-même ne permet plus de trouver le triplet n° 1 exactement sur l'axe de la cinétie. Il nous semble alors qu'il est plus facile de se repérer par la présence des fibres postciliaires qui indiquent toujours le triplet n° 9. C'est cette méthode de reconnaissance du triplet n° 9 qu'adoptent d'ailleurs Lom et Corliss (1971).

A côté de cette numérotation, la définition et la nomenclature des différents termes employés couramment sont celles qui ont été reconnues lors du IIIème Congrès International de Protozoologie (de Puytorac 1970) et que nous rappelons ici.

- le cinétosome : numérotation précédemment citée, abréviation dans les légendes Ks.

- Fibre cinétodesmale : fibre à structure périodique, prenant naissance à l'intérieur du cinétosome, vers sa base et dans le secteur antérieur droit (au niveau des triplets 5 - 6 - 7 - 8 localisée superficiellement). Abréviation dans les légendes K. D.

- Fibres postciliaires : fibres ectoplasmiques tubulaires alignées sur 1 ou 2 rangées, naissant à l'extérieur du cinétosome, en contact direct ou en relation avec le triplet 9, montant vers la surface après leur origine pour se diriger vers l'arrière de la cellule, parallèlement à la direction des cinéties. Abréviation dans les légendes : Pc (C = cil).

- Fibres transverses : fibres ectoplasmiques tubulaires alignées en 1 rideau naissant à l'extérieur et à la base du cinétosome dans le secteur antérieur gauche, montant vers la surface pour se diriger perpendiculairement aux cinéties. Abréviation dans les légendes : T.

- Réticulum microfibrillaire : ensemble de microfibrilles de 10 à 50 Å de diamètre chacune, naissant à l'extérieur du cinétosome et formant des faisceaux plus ou moins bien organisés, d'aspect plus ou moins lâche, avec ou sans noeuds de condensation.

Abréviation dans les légendes : RM.

- Némadesme : ensemble d'aspect paracristallin de fibres tubulaires, en nombre variable, endoplasmiques, organisées de façon définie, parallèles entre elles et disposées en quinconce, le plus souvent en rapport à leur origine avec la base des cinétosomes che les Ciliés. Abréviation dans les légendes : ND.

Figure n° 1 - Représentation schématique des structures ciliaires buccales rencontrées chez les différentes familles d'Hyménostomes Péniculiens.

FRONTONOIDAEA

Frontoniidae : 1. Frontonia depressa (= parvula)
2. Dissematostoma colpidioïdes.

Stokesiidae : 3. Stokesia vernalis (d'après Dragesco 1966).

Parameciidae : 4. Paramecium aurelia.

Lembadionidae : 5. Lembadion magnum (d'après Dragesco 1970).

Urocentridae : 6. Urocentrum turbo.

TURANIELLOIDAEA

7. Turaniella vitrea.

P1, P2, P3 : peniculus
Q : quadrulus
PA : parorale
CV : cinéties vestibulaires
CHV : champ vestibulaire.

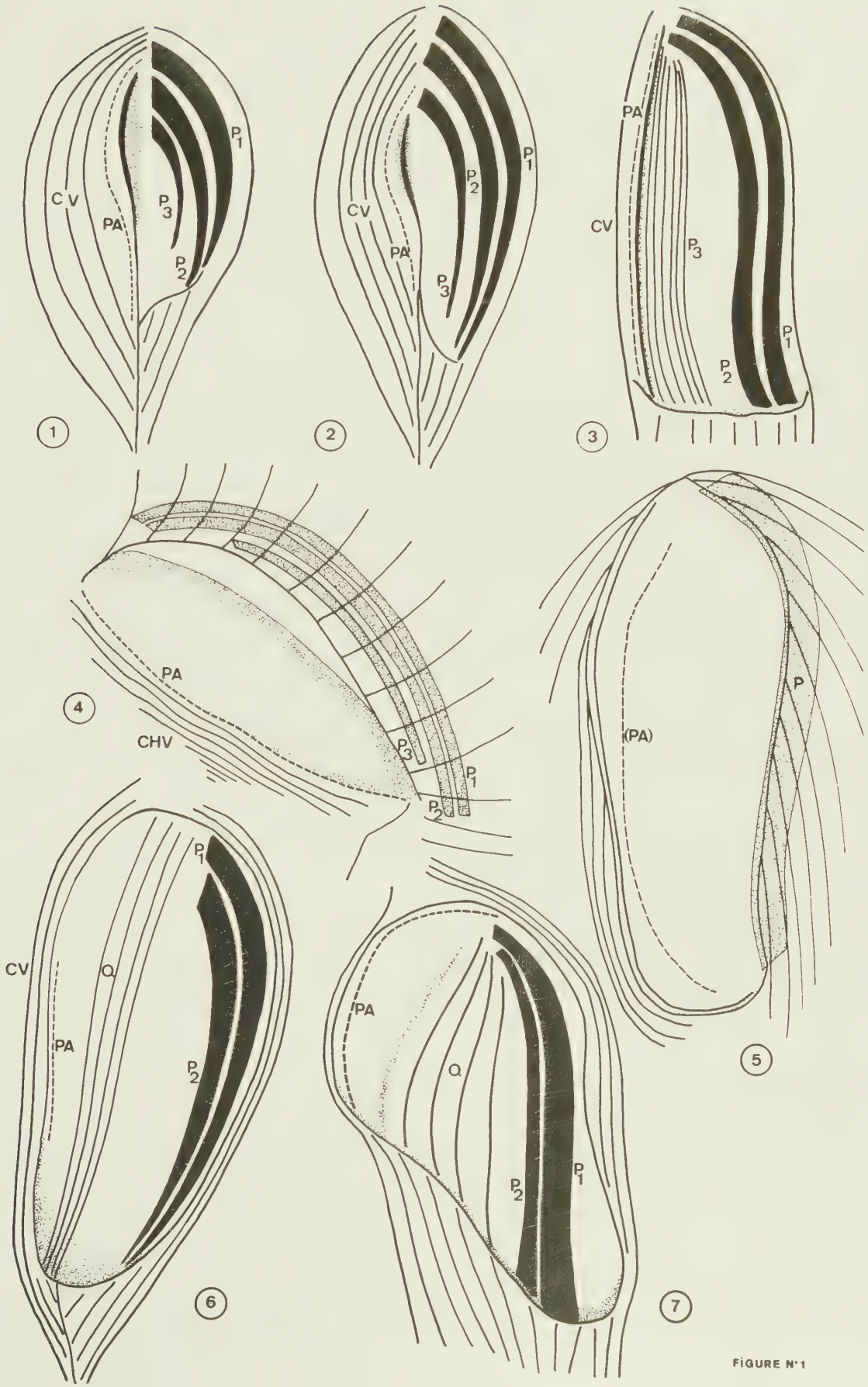


FIGURE N°1

CHAPITRE PREMIER.

LE CORTEX.

Avant l'utilisation de la microscopie électronique, la méthode la plus efficace pour étudier, chez les Infusoires, les infraciliatures somatique et buccale, était l'imprégnation argentique. Cette technique, qui continue à être utilisée de nos jours, améliorée ou complétée, permet avant tout l'observation de la surface du corps des Ciliés et facilite la mise en évidence des cinétosomes et de corpuscules correspondant aux trichocystes ou aux sacs parasomaux; elle révèle aussi un réseau très délicat à mailles géométriques dont la forme peut varier selon les espèces considérées : l'argyrome (selon Chatton et Lwoff 1935), ce dernier est également décelable in vivo et colorable (de Puytorac 1967).

La confrontation des observations réalisées à l'aide des méthodes d'imprégnation et de celles plus fines permises par la microscopie électronique nous fait mieux apprécier la configuration de l'enveloppe corticale ou "cortex".

Les caractères du cortex (modelé, relations avec les cinétosomes, position des structures microfibrillaires ou tubulaires qui le soutiennent) sont autant de données importantes qui, si elles ne nous permettent pas d'établir des relations entre les groupes peuvent contribuer néanmoins à caractériser certains ensembles d'Infusoires.

Si les Paramécies font partie des premiers Eucaryotes qui ont fait l'objet d'investigations systématiques dans ce sens à l'aide du microscope électronique (Jakus, Hall et Schmitt 1942), si les résultats obtenus ont permis de comprendre, non seulement l'architecture particulière de leurs différentes structures mais aussi d'étendre ces données aux Protozoaires Ciliés en général, afin de résoudre les problèmes posés par leur morphologie; il n'en a pas été de même pour les autres genres et espèces qui appartiennent à des familles voisines de celles des Paramécies.

Sedar et Porter (1955), Ehret et Powers (1959), Ehret et de Haller (1963), Stewart et Muir (1963), Dippel (1964), Pitelka (1965), Hufnagel (1966-1967-1969) ont multiplié les observations sur Paramecium caudatum, Paramecium aurelia, Paramecium multimicronucleatum et Paramecium bursaria.

L'ensemble des résultats obtenus sur l'organisation corticale des Paramécies a été présenté, accompagné de schémas par Grimstone (1961), Pitelka (1963 a-1968), Jurand et Selman (1969) et Ehret et Mac Ardle (1971).

Pour les autres genres, inclus dans les Péniculiens, hormis les travaux de de Puytorac (1967) sur Lembadion lucens, de Nilsson (1969) sur Neobursaridium gigas et ceux de Roque, de Puytorac, Lom et Savoie (1965-1967-1969) sur les Ophryoglènes (dont l'appar-

tenance à ce sous-ordre est discutée); les documents concernant l'ultrastructure du cortex n'existent pratiquement pas. Il faut donc nous reporter à l'étude de Roque (1961 a) sur les différentes familles d'Hyménostomes Péniculiens; en microscopie photonique, l'argyrome de Paramecium, Stokesia, Frontonia, Disematostoma et Urocentrum se présente comme un réseau à mailles hexagonales plus ou moins régulières dont le centre déprimé est occupé par un ou deux cinétosomes; quelques observations ultrastructurales réalisées par Roque sur Frontonia marina confirmaient ces résultats et se rapprochaient alors de ceux de Sedar et Porter (1965) sur Paramecium multimicronucleatum.

Nous avons entrepris l'étude du cortex d'autres espèces de Péniculiens, afin de savoir si ses différents types d'organisation permettent de caractériser et de différencier les familles considérées comme appartenant à ce sous-ordre.

A - ENVELOPPE CORTICALE.

1 - MEMBRANES ET ALVEOLES.

L'enveloppe corticale des Frontonia, Disematostoma, Urocentrum et Lembadion est fondamentalement identique à celle des Paramécies. Elle comprend d'abord une membrane unitaire externe qui enveloppe tout le corps y compris les cils, et immédiatement au-dessous, une deuxième membrane unitaire (membrane interne) qui délimite les alvéoles (ou espaces interpelliculaires). Cette deuxième membrane est absente au niveau des cils mais présente généralement dans toutes les régions somatiques et dans le cortex de la cavité buccale (exception faite pour Turaniella vitrea (1) (Didier, Iftode et Versavel 1970).

Cas de Turaniella vitrea.

Chez Turaniella vitrea, il faut remarquer que si le cortex est conforme à la constitution classique dans les régions somatiques, sa composition change au niveau des premières et secondes structures ciliaires dans la cavité buccale. Là en effet, la membrane interne disparaît (Didier, Iftode et Versavel 1970) et c'est la membrane externe qui

(1) Il faut rappeler, avant de comparer les résultats obtenus sur ce Cilié, que c'est Brodsky, en 1925, qui a créé le genre pour une espèce de Cilié dénommée alors Turania vitrea. Brodsky avait placé ce genre au voisinage de Lembadion et Kahl (1931) lui donnant raison, l'insère dans la nouvelle famille des Frontoniidae, créée par lui en 1926, entre les genres Lembadion et Leucophrys. Il faut attendre le travail de Roque (1961 a) sur les Hyménostomes Péniculiens pour que Corliss (1961) retire ce genre des Frontoniidae et le laisse parmi les "unassigned genera Tetrahymena" en l'ayant transformé préalablement en Turaniella vitrea. Cet Infusoire, probablement à cause de son biotope préféré qui semble être les eaux courantes, n'avait pas été retrouvé jusqu'à nos jours (Iftode et Versavel 1968).

vient s'appliquer directement entre le cytoplasme qui lui est sous-jacent (Pl. XV, fig. 1 et 2). La disparition de la membrane interne entraîne en même temps la disparition des espaces péribasaux ou alvéoles dans cette zone restreinte de la cavité buccale. De part et d'autre de cette région, membrane externe, membrane interne et couche alvéolaire sont de nouveau présentes, analogues à celles des régions somatiques.

2 - EPIPLASME.

Immédiatement sous la membrane interne, se trouve une couche cytoplasmique (Pl. V, fig. 1, 2, 3 et 4) très mince, superficiellement condensée, d'aspect granulo-fibreux, qui reste parallèle à la membrane interne; elle se retrouve dans le cortex de tous les Ciliés étudiés. Elle est communément appelée couche épiplasmique ou épiplasme. D'une manière générale, elle est "mince comme une feuille" (Pitelka 1965) et entre en contact avec les triplets périphériques au niveau de la plaque terminale des cinétosomes des cinéties somatiques.

Cas de Turaniella vitrea.

Là, l'épaisseur de l'épiplasme peut atteindre 0,1 à 0,2 μ entre les cinéties (Pl. VI, fig. 1); par contre, à proximité des cinétosomes (Pl. VI, fig. 2), l'épiplasme très mince, paraît, au premier abord, être interrompu. En réalité, bien que très aminci, il vient buter sur les triplets du cinétosome, comme chez les autres espèces étudiées. Une autre remarque est à faire concernant cette espèce. Sous la membrane interne, dans la partie superficielle de l'épiplasme épais intercinétien, on observe des alignements réguliers de 10 à 12 microtubules de 50 mμ de diamètre moyen (Pl. VI, fig. 1). On retrouve donc dans le cortex des régions somatiques de Turaniella vitrea la succession classique des différentes membranes et des alvéoles, le plancher de ces dernières étant constitué par un épiplasme épaissi renforcé par des microtubules.

3 - CONCLUSIONS.

D'une façon générale, le cortex des espèces étudiées montre une certaine homogénéité structurale conforme au schéma donné par Pitelka (1965) pour Paramecium. Cependant, Turaniella présente deux particularités, à savoir d'une part, l'épaississement de l'épiplasme (simple variation autour du schéma général) et, d'autre part, la présence entre la membrane interne et l'épiplasme, de microtubules (absents chez Frontonia, Disematostoma et Paramecium). Nous verrons par la suite que d'autres espèces, en particulier Urocentrum turbo et Lembadion lucens (de Puytorac 1967), possèdent aussi de tels microtubules. Il est également intéressant de noter chez Turaniella vitrea la disparition de la couche alvéolaire au niveau des structures ciliaires buccales, caractère important sur lequel nous reviendrons lors de l'étude des "peniculus".

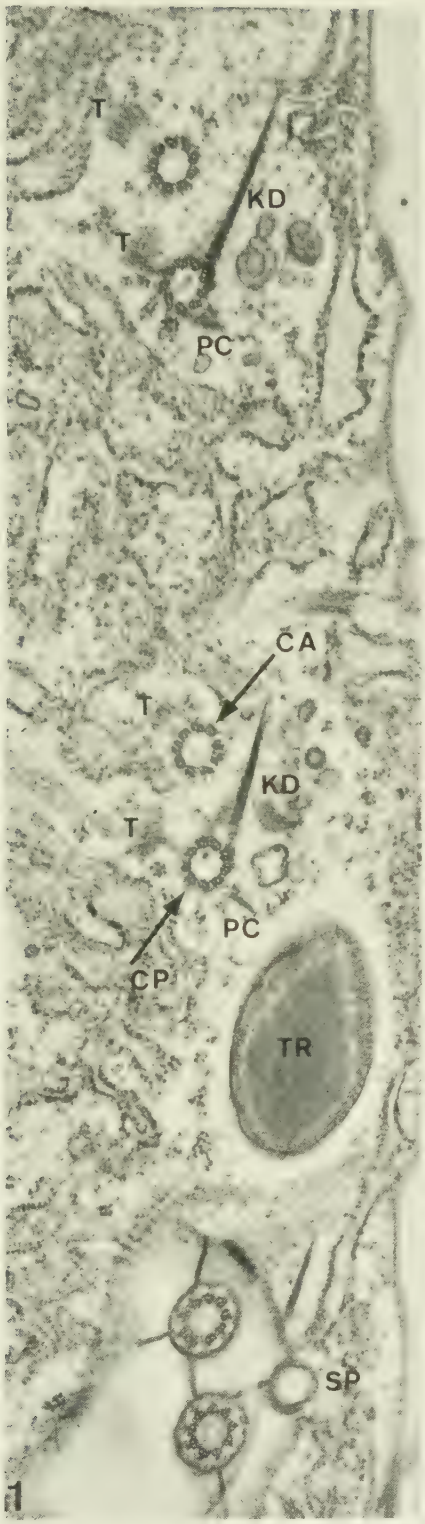
PLANCHE I.

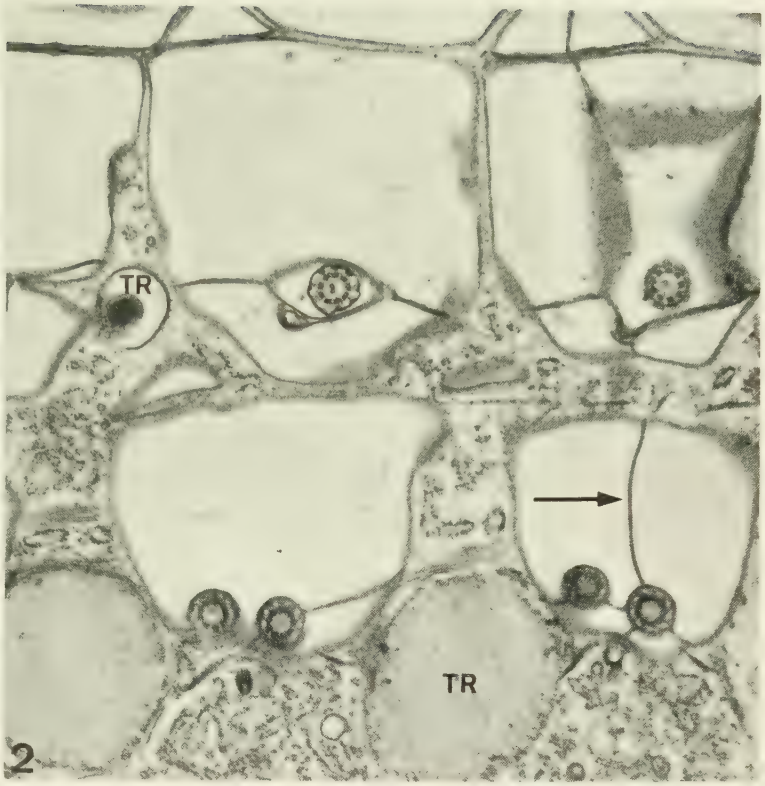
Fig. 1 - Disematostoma colpidioïdes.
(X 30 000).
Coupe tangentielle de la paroi cellulaire montrant les cinétosomes à différents niveaux. PC : fibres postciliaires annexées au seul cinétosomes postérieur (CP) d'une paire; KD : fibre cinétodesmale annexée au seul cinétosome postérieur de la paire; T : fibres transverses annexées aux deux cinétosomes (antérieur CA et postérieur CP) de la paire, dans le secteur antérieur gauche. Tous ces dérivés ectoplasmiques occupent ici une position normale. On remarquera la position du sac parasomal (SP) à la droite d'une paire, formant un triangle avec les cinétosomes. TR : trichocystes.

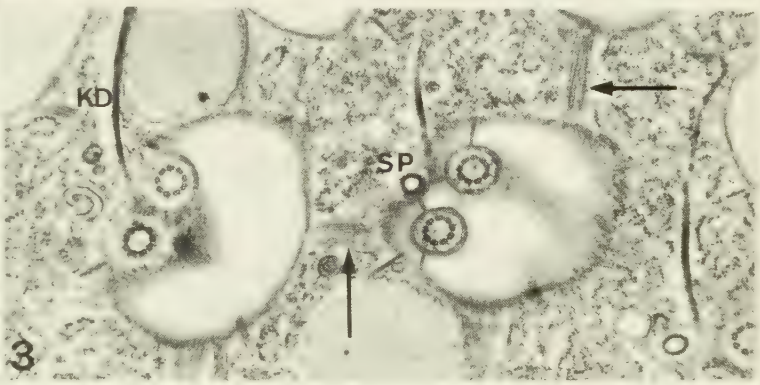
Fig. 2 - Frontonia atra.
(X 18 000).
Coupe tangentielle superficielle de la paroi cellulaire. Remarquer les mailles de l'argyrome soulignées par des trichocystes (TR) ainsi que les tractus membranaires (flèche) associés aux paires de cinétosomes dont les deux constituants ne sont pas toujours cilifères.

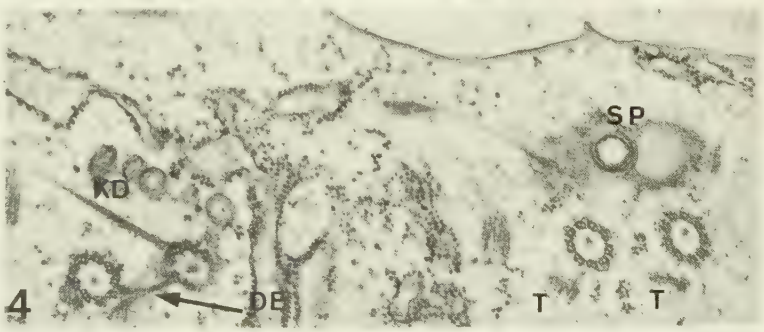
Fig. 3 - Disematostoma invallatum.
(X 18 000).
Coupe tangentielle de la paroi cellulaire. On retrouve l'agencement des cinétosomes par paires, la fibre cinétodesmale (KD), le sac parasomal à la droite d'une paire (SP) et le système microfibrillaire (flèches) dont les microfibrilles convergent vers la dépression où sont implantés les cinétosomes.

Fig. 4 - Disematostoma colpidioïdes.
(X 30 000).
Coupe transversale profonde de deux paires de cinétosomes successives. Remarquer la liaison microfibrillaire intercinétosomienne dans une paire (DE), les fibres transverses (T), le sac parasomal (SP) et la fibre cinétodesmale.


T
KD
T
PC
CA
T
KD
T
PC
CP
TR
SP
1


TR
TR
2


KD
SP
3


SP
KD
DE
T
T
4

Les nombreuses cavités de la couche alvéolaire sont dans tous les cas bien développées sous la membrane externe. Elles sont toujours optiquement vides et sans aucun élément figuré. La couche alvéolaire comme les membranes formant le cortex est donc identique au schéma général du type Paramecium.

B. - LES CRETES ECTOPLASMIQUES.

A l'intérieur des alvéoles, le cytoplasme recouvert par l'épiplasme et la membrane interne envoie des digitations ou crêtes ectoplasmiques, plus ou moins développées qui vont à la rencontre du sommet des alvéoles sans toutefois entrer en contact avec celui-ci. Bien connues chez les Paramécies, ces crêtes présentent en coupes transversales, un aspect acuminé chez les Frontonia, Disematostoma et Faurella (Pl. V, fig. 4; Pl. VI, fig. 5). Le cytoplasme inclus dans ces crêtes est dans tous ces cas dépourvu de toutes structures microtubulaires.

1. Cependant chez les Paramécies, en particulier, il est souvent occupé par les fibres cinétodesmales des cinétosomes somatiques (Sedar et Porter 1955, Ehret et Powers 1959, Pitelka 1965-1968, Jurand et Selman 1969, Ehret et Mac Ardle 1971) et son sommet abrite un matériau granulo-fibreux dont l'existence a récemment été démontrée par Allen (1971).

2. Chez Frontonia et Disematostoma (Pl. V, fig. 4 et Pl. VI, fig. 5), les fibres cinétodesmales remontent beaucoup moins haut dans les crêtes que chez les Paramécies.

Malgré ces petites variations, les crêtes ectoplasmiques ont la même structure dans les genres Frontonia, Disematostoma, Paramecium et Faurella. Elles sont acuminées, plus ou moins occupées par les fibres cinétodesmales, leur sommet pouvant être le siège d'une concentration de matériau granulo-fibreux, et elles sont dépourvues de microtubules. Ces remarques vont nous permettre de séparer cette première série de Ciliés, d'une autre série composée successivement de Lembadion lucens, Urocentrum turbo et Turaniella vitrea.

3. Cas d'Urocentrum turbo et de Lembadion lucens.

Chez ces deux Ciliés, on retrouve des crêtes bien développées comme dans les espèces précédentes, mais leur morphologie et leurs contours sont différents. On remarque d'abord que les alvéoles sont moins volumineux, plus aplatis contre les crêtes dont ils épousent la forme (Pl. V, fig. 1, 2 et 3). Ces dernières ont un sommet légèrement dilaté et ceci un peu plus marqué chez Lembadion lucens (de Puytorac 1967) que chez Urocentrum turbo (Pl. V, fig. 1, 2 et 3).

Le sommet des crêtes contient des fibres microtubulaires (Pl. V, fig. 3) au nombre de 7 à 8 (diamètre 100 A) chez Lembadion lucens (de Puytorac 1967) et au nombre de 2 (diamètre 150 Å) chez Urocentrum turbo (Pl. V, fig. 3). L'origine de ces tubules n'a pas été décelée chez Lembadion lucens; par contre, chez Urocentrum turbo, nous montre-

rons par la suite que ce sont des dérivés cinétosomiens des cinéties somatiques.

4. Cas de Turaniella vitrea.

Le plancher des alvéoles ne se soulève pas en crêtes; il est seulement légèrement bombé (Pl. VI, fig. 1). Nous avions noté (Didier, Iftode et Versavel 1970) la présence d'un rideau de 10 à 12 microtubules de 100 A de diamètre environ enrobés dans l'épiplasme, et situés au sommet de la courbure du plancher de chaque alvéole. Il est possible d'assimiler la partie convexe du plancher des alvéoles de Turaniella aux crêtes de Lembadion lucens et d'Urocentrum turbo et de rapprocher ces 3 genres dans un même ensemble.

5. Conclusions.

Les observations réalisées sur les crêtes ectoplasmiques permettent donc de séparer la série de Péniculiens étudiée en deux ensembles présentant des crêtes de constitution entièrement différente. Le premier ensemble englobant les Frontonia, les Disematostoma, les Paramécies et Faurella, ainsi que Neobursaridium gigas (Nilsson 1969), possède des crêtes acuminées dépourvues de microtubules, dont le cytoplasme est occupé principalement par des fibres cinétodesmales. Le deuxième ensemble réunissant Lembadion lucens Urocentrum turbo et Turaniella vitrea est caractérisé par des crêtes plus ou moins développées, toutes renforcées à leur sommet par un alignement de deux à douze microtubules.

C - ARGYROME ET TRICHOCYSTES.

Le relief ectoplasmique constitué par les crêtes, les alvéoles et les membranes unitaires est responsable du quadrillage appelé : argyrome.

Alors que l'argyrome est hexagonal, à mailles régulières, chez les Paramécies, moins régulières et plus serrées chez Frontonia, Disematostoma et Urocentrum turbo, chez Turaniella vitrea, il semble qu'il n'y ait aucun argyrome (Iftode, Versavel et Didier 1970), ce qui serait une conséquence de l'absence de véritables crêtes ectoplasmiques dans un cortex au modelé très atténué. L'aspect "grillagé" révélé par la microscopie photonique dans la majorité des espèces étudiées, se retrouve en microscopie électronique sur des sections tangentielles, et confirme la justesse des observations faites auparavant sur la morphologie de ce système argentophile. C'est ainsi que les électronographies de Frontonia et de Disematostoma montrent un réseau à mailles hexagonales (Pl. I, fig. 1, 2 et 3) aux angles arrondis. Rappelons simplement que chez les Paramécies, les mailles hexagonales sont régulières. Par contre, chez Urocentrum turbo, les mailles sont plus carrées, très serrées et de taille plus petite que dans les autres genres (Pl. IV, fig. 1).

Chez toutes les espèces où l'argyrome est bien visible, on remarque aussi les sections transversales des trichocystes fusiformes régulièrement disposés entre les mailles du réseau (Pl. I, fig. 2) soulignant ainsi le tracé de l'argyrome. Ceux des Paramécies sont fusiformes et de nombreuses études leur ont été consacrées (Jakus 1945; Jakus et Hall

1946; Beyersdorfer et Dragesco 1952 a et b; Wohlfarth-Bottermann 1953; Sedar et Porter 1955; Stewart et Muir 1963; Hovasse 1969; Stockem et Wohlfarth-Bottermann 1970). Des trichocystes d'un type très voisin ont été retrouvés chez Neobursaridium gigas (Dragesco 1968; Nilsson 1969) de même que chez Faurella thermalis (Didier inédit). Ceux des Disematostoma (Pl. I, fig. 1) sont semblables à ceux des Frontonia que les observations de Beyersdorfer et Dragesco 1952 b, Rouiller et Fauré-Frémiet (1957) et de Yusa (1965) avaient permis de les rapprocher du type fusiforme des Paramécies.

Chez Urocentrum turbo, Roque (1961 a) avait signalé l'absence de trichocystes. Or il existe en effet des souches qui en sont pratiquement dépourvues, mais d'autres en possèdent en abondance. Comme de Puytorac (inédit) l'avait remarqué, nous avons constaté que les souches de la région parisienne (identiques à celles de Roque) étaient très pauvres en trichocystes, alors que les souches de la région clermontoise en étaient par contre abondamment pourvues. Ils sont localisés principalement dans les zones les moins ciliées et près de la scopula d'Urocentrum turbo. Leur structure (Pl. VII, fig. 2 et 3) est comparable à celle des "trichocystes mucifères" d'Holophrya vesiculosa (de Puytorac 1964) au moment de la décharge des poches mucifères, et à celle des "trichocystes muqueux" des tomontes d'Ophryoglena bacterocaryon (Roque, de Puytorac et Savoie 1965).

Le cas de Turaniella vitrea est à considérer car aucun trichocyste ou mucocyste n'est visible tant en microscopie photonique qu'électronique (Iftode, Versavel et Didier 1969; Didier, Iftode et Versavel 1970). Nous avons seulement constaté la présence accidentelle de "cônes" optiquement vides ouverts à leur base dans le cytoplasme, accolés par leur sommet à la membrane interne du cortex (Pl. VI, fig. 2) et difficilement assimilables aux structures connues des trichocystes ou des mucocystes. En ce qui concerne Lembadion lucens, aucun renseignement ne nous a été donné dans les différents travaux qui lui ont été consacrés (Tuffrau 1963; de Puytorac 1967; Dragesco 1970).

De ces nouvelles observations, on peut retenir qu'à la division en deux ensembles déjà établie grâce à la composition des crêtes, se superpose celle que nous pouvons instaurer grâce aux trichocystes : le 1er ensemble (avec crêtes sans tubules) possède des trichocystes fusiformes, le 2ème ensemble (avec tubules) ne possède pas de trichocystes fusiformes mais certaines espèces peuvent avoir des mucocystes.

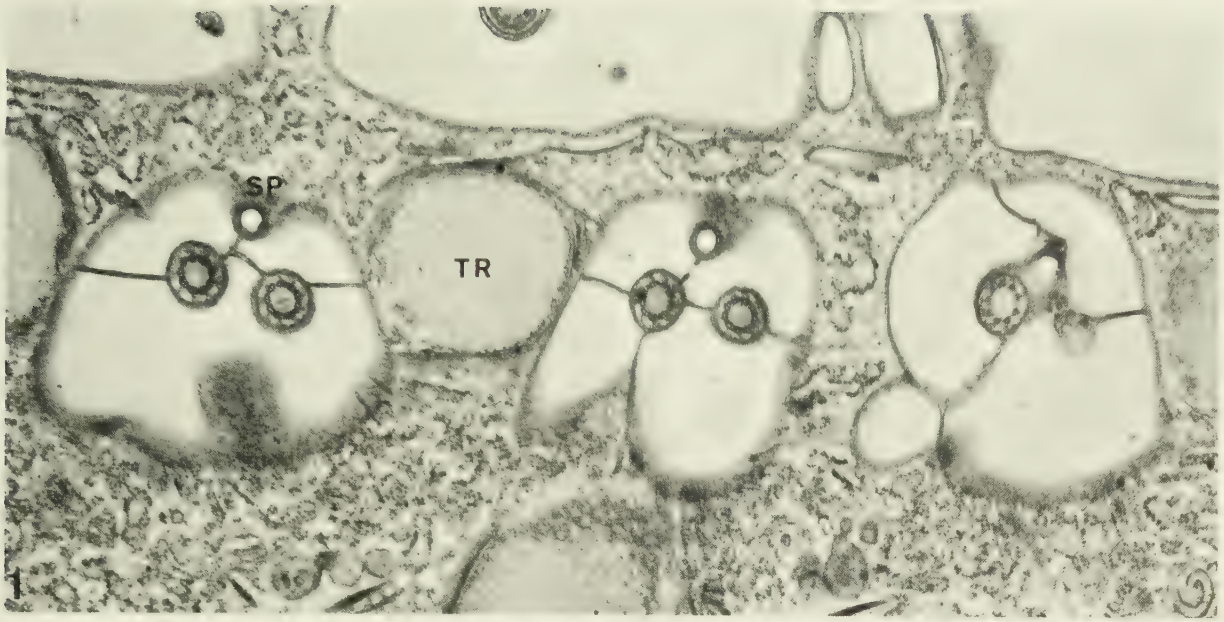
Bien que le dessin de l'argyrome ne paraisse pas être un caractère prépondérant, on remarquera que dans le premier ensemble (regroupant les Frontonia, Disematostoma, Neobursaridium gigas, Stockesia, Paramecium et Faurella thermalis), il est essentiellement représenté par des mailles hexagonales de grande superficie aux angles plus ou moins arrondis, tandis que dans l'autre ensemble, il s'agit de mailles plus serrées et carrées chez Lembadion lucens et Urocentrum turbo. Chez Turaniella vitrea, il n'existe pas d'argyrome.

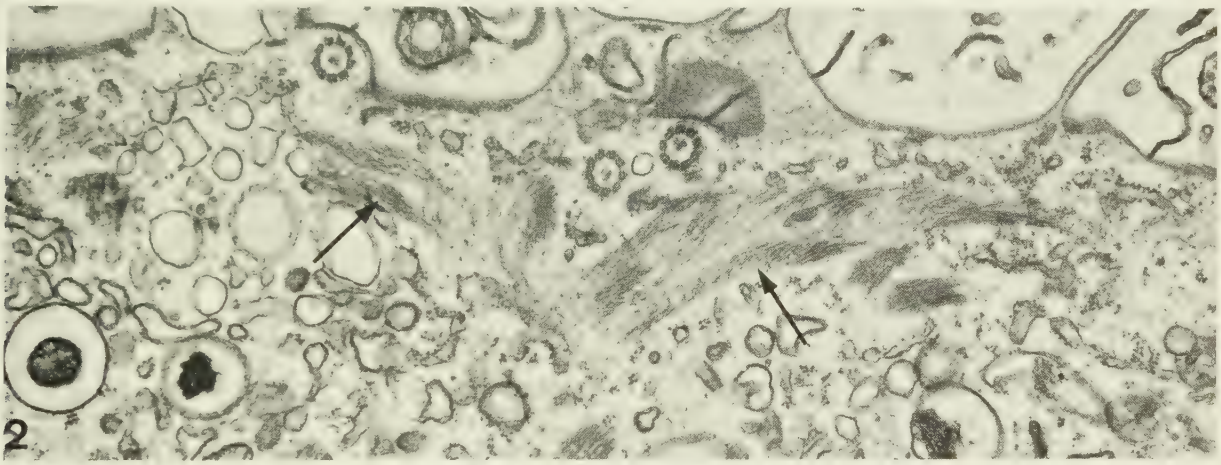
PLANCHE II.

Fig. 1 - Disematostoma invallatum.
(X 24 000).
Coupe tangentielle de la paroi cellulaire. On retrouve: la disposition en triangle des cinétosomes associés par paire et des sacs parasomaux (SP), les tractus qui relient les cinétosomes entre eux ainsi qu'aux parois de la dépression où ils sont implantés. TR : trichocystes.

Fig. 2 - Frontonia atra.
(X 24 000).
Coupe tangentielle de la paroi cellulaire. On retrouve la même disposition des cinétosomes que dans les figures précédentes. Noter la densité du système microfibrillaire (flèches) assimilable ici au treillis infraciliaire des Paramécies.

Fig. 3 - Frontonia depressa (= parvula).
(X 30 000).
Coupe tangentielle à la paroi cellulaire montrant la même disposition des paires de cinétosomes et des dérivés ectoplasmiques. (KD : fibre cinétodesmale; T : fibres transverses). On remarque aussi dans cet exemple les amas de microfibrilles (flèche) du système microfibrillaire localisés à la base des crêtes.


SP
TR
1


2

PC
KD
T
T
3

D - CILS -CINETOSOMES - DERIVES CINETOSOMIENS.

Les cinétosomes des cinéties somatiques ont été localisés sur imprégnations argentiques, à l'intérieur des mailles de l'argyrome. Ces cinéties sont composées soit par une succession de paires de cinétosomes (1 seul ou les 2 étant cilifères) comme c'est le cas chez Frontonia, Disematostoma, Paramecium, Faurella (Pl. I, fig. 2 et 3 et Pl. II, fig. 5) et Neobursaridium gigas (Nilsson 1969), soit par un alignement de cinétosomes cilifères uniques comme on l'observe chez Urocentrum turbo (Pl. IV, fig. 1, 2, 3 et 4 et Pl. IV, fig. 1, 2 et 3) et Lembadion lucens (de Puytorac 1967). Chez Turaniella vitrea (Pl. VI, fig. 3), où l'argyrome est absent, les cinéties somatiques sont également constituées de cinétosomes indépendants. La structure des cils et des cinétosomes étant actuellement bien connue, il est facile de repérer les niveaux des cinétosomes intéressés par les diverses sections grâce aux constituants : axosomes, plaques terminales, septum, partie proximale ("cartwheel structure") qui sont toujours bien marqués.

Le fait intéressant à noter est que, là encore, deux ensembles se distinguent, d'après l'infraciliature, parmi les Péniculiens étudiés : le premier ensemble montre des cinétosomes associés par paires (en majorité), le second des cinétosomes isolés.

Il faut étudier l'équipement des dérivés cinétosomiens, surtout dans les paires, afin de savoir si cet équipement est complet ou non pour chaque partenaire, si des liaisons existent entre les dérivés homologues de chaque cinétosome de la paire.

Pour nous orienter et reconnaître les différents secteurs des cinétosomes dans lesquels se trouvent les dérivés fibrillaires ectoplasmiques classiques, nous adopterons, en règle générale, le système de numérotation préconisé par Grain (1969) et précisé par Lom et Corliss (1971 : article sur Brooklynella).

1. Fibre cinétodesmale.

Ce premier type de dérivés est très développé et présent dans toutes les espèces étudiées. D'une manière générale, la fibre cinétodesmale à structure périodique très nette, prend toujours naissance latéralement au contact des triplets du secteur antérieur droit du cinétosome (Pl. I, fig. 1 et 4; Pl. III, fig. 1, 2 et 3; Pl. IV, fig. 1 et 2; Pl. VI, fig. 2, 3 et 4; Figure 2).

Elle se coude ensuite (Pitelka 1965) pour venir s'allonger parallèlement à la surface de la cellule (Pl. III, fig. 1) en se dirigeant vers l'avant. Comme nous l'avons vu précédemment, on retrouve ainsi des sections de plusieurs de ces fibres dans les coupes transversales des crêtes ectoplasmiques de certaines espèces. Cette description sommaire constitue le schéma général. Il nous faut maintenant envisager les cas où les cinéties sont formées soit par des paires de cinétosomes soit par des cinétosomes simples.

Dans les paires de cinétosomes, seul le cinétosome postérieur porte une fibre cinétodesmale (Pl. I, fig. 1 et 3; Pl. II, fig. 3 et Pl. III, fig. 1, 2 et 3). L'autre cinétosome, antérieur, n'en porte pas. C'est ce qui se réalise dans toutes les cinéties somatiques des espèces appartenant aux genres Frontonia, Disematostoma, Paramecium et Faurella auxquels on peut ajouter Neobursaridium gigas (Nilsson 1969). On peut remarquer alors que l'angle formé par la direction de la cinétie et la direction de la fibre cinétodes-

male, a une valeur comprise entre 20 et 30° (Pl. I, fig. 1; Pl. II, fig. 3 et Pl. III, fig. 3; Figure 3).

Pour les cinétosomes isolés chez Urocentrum turbo, Turaniella vitrea et Lembadion lucens (de Puytorac 1967), la fibre cinétodesmale est sensiblement parallèle à l'axe de la cinétie (Pl. IV, fig. 1 et 2 et Pl. VI, fig. 3). De plus, elle vient longer sur des distances plus ou moins grandes les fibres homologues issues des cinétosomes antérieurs de la même cinétie.

Il faut ajouter à ces observations les renseignements fournis récemment par Allen (1971) sur Paramecium caudatum qui font état dans les paires de cinétosomes d'une desmose reliant le cinétosome antérieur à la fibre cinétodesmale issue du cinétosome suivant. Cette liaison supplémentaire est aussi visible sur les images de Nilsson (1969) chez Neobursaridium gigas. Nous ne l'avons pas retrouvée chez les Frontonia, Disematostoma et Faurella.

2. Les fibres tubulaires ectoplasmiques.

En plus des fibres protéiques à structure périodique, d'autres secteurs du territoire cinétosomien peuvent élaborer des fibres tubulaires qui, naissant latéralement près de l'extrémité proximale du cinétosome, reliées ou non à ce dernier, restent ectoplasmiques et constituent "les fibres tangentielles tubulaires". Ce sont les travaux de Pitelka (1961-1963 a-1965) qui ont révélé ces fibres tubulaires divisées en deux systèmes : "les fibres postciliaires" et "les fibres transverses".

a/ Les fibres postciliaires.

Elles naissent, comme les fibres cinétodesmales à la droite du cinétosome, mais dans le secteur postérieur (Pl. I, fig. 1; Pl. III, fig. 10; Pl. IV, fig. 1 et Pl. VI, fig. 3; Figures 2 et 3). Elles sont généralement constituées par 4 à 5 tubules qui se courbent peu après leur point de départ en remontant plus ou moins vers la surface, et en se dirigeant vers l'arrière de la cellule parallèlement à la direction de la cinétie. Toutes les fibres postciliaires des espèces étudiées sont conformes dans leur structure, leur direction et leur origine aux critères définis par Pitelka (1961). Aucune desmose ne les relie à la sous-fibre externe du triplet du cinétosome à côté duquel elles apparaissent. Ou bien, elles sont séparées de ce triplet par un manchon de matériel dense, ou bien elles sont en continuité (contact direct) avec ce triplet. La position préférentielle des fibres postciliaires près d'un triplet du cinétosome associée à d'autres observations avait permis à Grain (1969) de numéroter les triplets. Les fibres postciliaires sont toujours situées à côté ou dans le prolongement du triplet n° 9 quel que soit le degré de torsion du cylindre cinétosomien. De ce fait, selon la position de l'observateur, il est facile de procéder à l'identification des triplets suivants en respectant le système (Grain 1969) adopté à Léningrad (voir nomenclature de Puytorac 1970).

Considérons maintenant les deux cas possibles d'infraciliature somatique :

Cas des paires de cinétosomes somatiques.

Seul le cinétosome postérieur de la paire porte des fibres postciliaires (Pl. I, fig. 1; Pl. II, fig. 3; Pl. III, fig. 1 et 3; Figure 2) dont l'alignement à leur départ fait un angle de 45° environ avec l'axe de la cinétie. Le cinétosome postérieur est donc le seul détenteur à la fois de fibre cinétodesmale et de fibres postciliaires. A ce type correspondent les espèces appartenant aux genres Frontonia, Disematostoma, Paramecium et Faurella de même que Neobursaridium gigas (Nilsson 1969).

Cas des cinétosomes somatiques isolés.

Dans le deuxième groupe chez Urocentrum turbo et Lembadion lucens (de Puytorac 1967), si les fibres postciliaires sont en tous points identiques à celles du groupe précédent, quant à leur origine par rapport au cinétosome et leur structure, elles forment à leur point de départ un angle sensiblement égal à 90° environ avec l'axe de la cinétie. Elles se redressent très vite, remontent vers la surface; leur course est ensuite parallèle aux fibres cinétodesmales venant des cinétosomes suivants (Pl. IV, fig. 1 et 4; Figure 3); elles sont donc bien dirigées vers l'arrière de la cinétie. Ce sont elles qui constituent chez Urocentrum les microtubules observés au sommet des crêtes ectoplasmiques (Pl. V, fig. 1 et 3). A ce propos, il faut signaler que, dans les zones non ciliées d'Urocentrum turbo, sous la couche alvéolaire, se trouve un alignement de tubules séparés les uns des autres (Pl. VII, fig. 1 et 3). Mais il est difficile de savoir si ces tubules ont ou non une origine cinétosomienne.

Chez Lembadion lucens, on peut voir les fibres postciliaires croiser la fibre cinétodesmale provenant du cinétosome précédent (de Puytorac 1967, Pl. I, fig. 1). Par contre, chez Turaniella vitrea, les fibres postciliaires se comportent comme celles du premier groupe (Pl. II, fig. 2), c'est-à-dire qu'elles forment à leur origine un angle de 30 à 35° environ avec l'axe de la cinétie.

b/ Les fibres transverses.

Le second système de fibres tangentielles tubulaires est constitué par les "fibres transverses" (Pitelka 1961-1963 a-1965). Ce sont cinq à neuf tubules parallèles entre eux placés côte à côte sur une seule rangée qui prennent naissance à l'extérieur du cinétosome en général sans contact avec les triplets. Leur origine se situe dans le secteur antérieur gauche du cinétosome. Elles remontent ensuite vers la surface de la cellule et traversent plus ou moins les crêtes intercinétiennes perpendiculairement à la direction des cinéties. Cette configuration admise comme une règle générale comporte cependant quelques variations dont nous avons pu observer quelques exemples.

PLANCHE III.

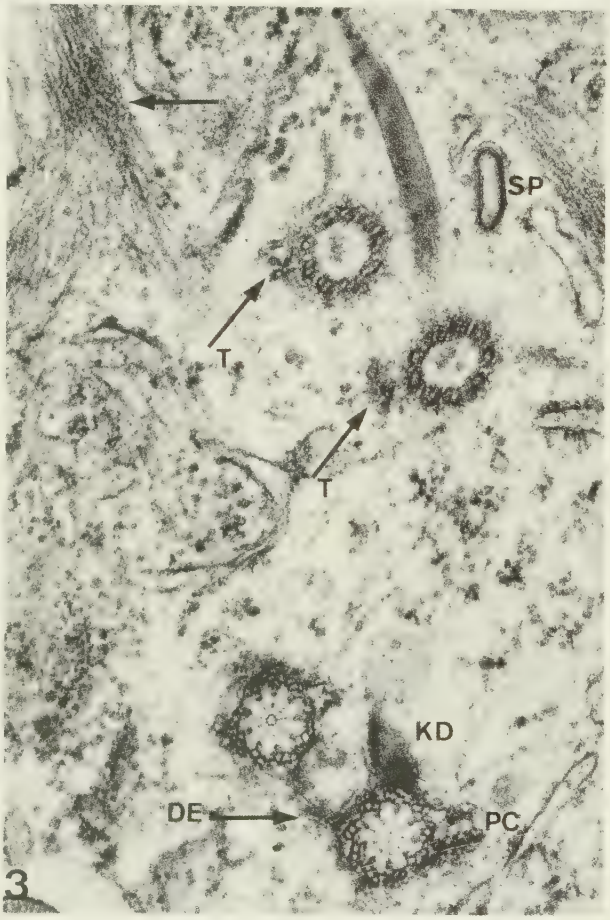
Fig. 1 - Paramecium aurelia.
(X 40 000).
Coupe longitudinale oblique de la paroi cellulaire. On remarque les paires de cinétosomes et les dérivés ectoplasmiques : fibre cinétodesmale (KD), fibres postciliaires (PC), ainsi que les sacs parasomaux (SP) placés à droite des paires de cinétosomes en avant de la fibre cinétodesmale. Noter la liaison (DE) entre les cinétosomes d'une paire et remarquer son aspect microfibrillaire légèrement strié. On peut constater l'important développement des fibres cinétodesmales des différentes paires successives qui se superposent et se dirigent vers l'avant.

Fig. 2 - Paramecium caudatum.
(X 18 000).
Coupe transversale des cinéties somatiques. On retrouve les paires de cinétosomes et les dérivés ectoplasmiques associés soit au cinétosome postérieur, soit aux deux cinétosomes. On observe les amas microfibrillaires très denses du treillis infraciliaire ("infraciliary lattice") qui circonscrivent les paires de cinétosomes.

Fig. 3 - Paramecium aurelia.
(X 52 000).
Coupe transversale de deux paires de cinétosomes au niveau de la région proximale et des granules axiaux. On distingue nettement les origines des dérivés ectoplasmiques du cinétosome postérieur (KD, PC) et la liaison intercinétosomienne dont la structure est ici légèrement périodique. Remarquer les deux séries de fibres transverses associées aux deux cinétosomes de la paire (T) visibles seulement toutes les deux sur la section passant au-dessus de la zone du "cart-wheel". Le sac parasomal (SP) et à la droite de la paire en avant de la fibre cinétodesmale et ici encore on distingue des tractus fibrillaires (flèche) du treillis infraciliaire.

KD
SP
DE
PC
1

SP
T
KD
T
PC
2


SP
T
T
KD
DE
PC
3

Cas des paires de cinétosomes somatiques.

Chez Frontonia, Disematostoma, Paramecium et Faurella, les deux cinétosomes de la paire possèdent des fibres transverses dans leur secteur antérieur gauche (Pl. I, fig. 1 et 4; Pl. II, fig. 3; Pl. III, fig. 2 et 3). Ces fibres forment, à leur départ, une rangée qui est située à faible distance du cinétosome, parallèle à la paroi théorique du cylindre cinétosomien; elles sont donc conformes en tous points au type des fibres transverses décrites par Pitelka. En examinant les images de Neobursaridium gigas données par Nilsson (1969), nous retrouvons les mêmes fibres transverses associées au moins au cinétosome antérieur. Il faut remarquer à ce propos que dans les autres cas, les fibres transverses associées au cinétosome postérieur naissent non pas complètement vers la base du cinétosome, mais un peu plus haut (ex. : Disematostoma, Pl. I, fig. 4; Paramecium, Pl. II, fig. 3).

Cas des cinétosomes somatiques isolés.

Chez Urocentrum turbo, les fibres transverses constituent un rideau d'une dizaine de microtubules (Pl. IV, fig. 1, 2 et 3; Figure 3). Ce rideau, situé dans le secteur antérieur gauche du cinétosome, entre en contact par son microtubule le plus postérieur avec un triplet (2 ou 3) du cinétosome à la limite des secteurs antérieur gauche et postérieur gauche (Pl. IV, fig. 1). Le rideau, parallèle à son origine à la direction de la cinétie, remonte vers la surface, se dirigeant vers la gauche perpendiculairement à la direction de la cinétie, et passe dans la zone intercinétienne à la base des crêtes ectoplasmiques (Pl. V, fig. 1, 2 et 3).

Chez Turaniella vitrea, les fibres transverses forment un rideau de quatre à cinq microtubules, placés dans le secteur antérieur gauche du cinétosome (Pl. VI, fig. 3 et 4; Figure 3). Ce rideau, enveloppé dans un manchon de matériel dense, entre en contact avec un triplet antérieur gauche presque diamétralement opposé au triplet 9. Le rideau est donc à son origine perpendiculaire à la paroi du cylindre cinétosomien. Un cas semblable a été signalé par Allen (1967) dans le cortex de Tetrahymena pyriformis qui, comme nous le verrons par la suite, présente de nombreuses analogies avec celui de Turaniella vitrea (Didier, Iftode et Versavel 1970).

En ce qui concerne Lembadion lucens, nous ne possédons pas de renseignements précis sur les fibres transverses.

L'étude du système des fibres transverses permet donc, elle aussi, de distinguer deux ensembles de Péniculiens selon la position de ces fibres à leur origine. Le premier ensemble (à paires de cinétosomes) possède des fibres transverses situées dans le secteur antérieur gauche face aux triplets 4 ou 5 de chaque cinétosome (le cas de Neobursaridium gigas nous paraît correspondre à ce schéma, malgré les données incomplètes de Nilsson 1969) : ces fibres sont orientées obliquement ou parallèlement à la paroi des cinétosomes et correspondent donc aux cas généralement décrits chez Paramecium et dans des groupes autres que les Hyménostomes. Le deuxième ensemble (à cinétosomes isolés) a des fibres transverses entrant en contact avec les triplets cinétosomiens les plus proches; elles sont à leur origine soit obliques soit perpendiculaires à la paroi cinétosomienne.

Figure n° 2 - Organisation des cinéties somatiques de quelques Hyménostomes Péniculiens.

1. Frontonia invallatum.
2. Disematostoma colpidioïdes.
3. Paramecium aurelia.

Dans ces trois exemples, les cinéties somatiques sont constituées en majorité, par des paires de cinétosomes. Seul le cinétosome postérieur possède tout ses dérivés cinétosomiens ectoplasmiques. Le cinétosome antérieur ne possède que les fibres transverses. Des desmoses relient les deux cinétosomes. Dans tous ces exemples, la position et la direction des dérivés cinétosomiens sont identiques à celles que nous connaissons dans le cas général du cinétosome simple. Noter la position des sacs parasomaux à la droite de la cinétie, formant un triangle avec les deux cinétosomes de la paire. (T : fibres transverses; PC : fibres postciliaires; KD : fibre cinétodesmale; L : desmose; SP : sac parasomal).

FIGURE N°2

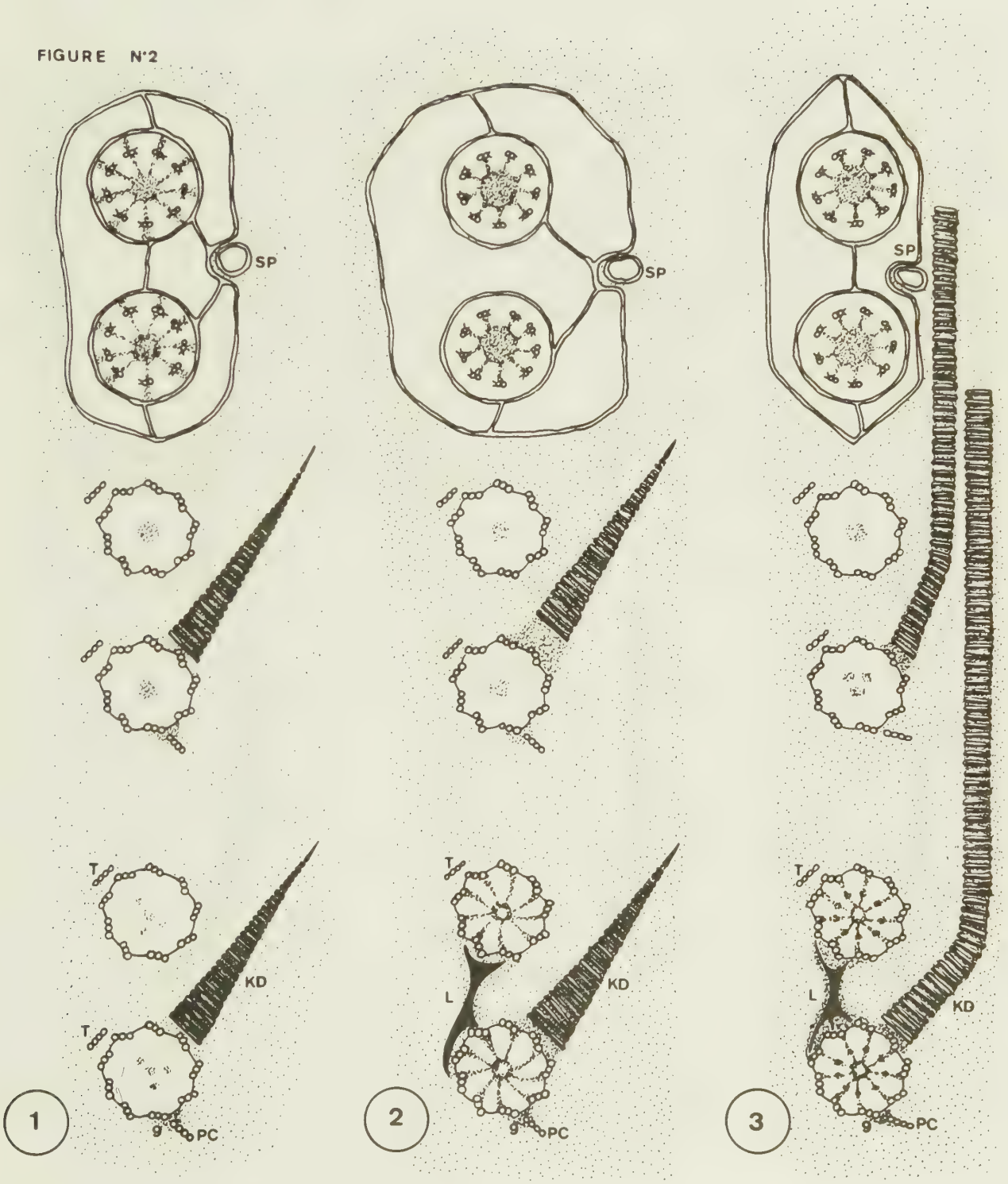


Figure n° 3 - Organisation des cinéties somatiques de quelques Hyménostomes.

1. Urocentrum turbo.
2. Turaniella vitrea.
3. Tetrahymena pyriformis (d'après Allen 1967).

Comparer l'organisation des cinéties somatiques de deux Hyménostomes Péniculiens (1 et 2) avec celle d'un Hyménostome Tétrahyménien (3). Chez les Péniculiens, chaque cinétosome possède tous ses dérivés classiques. Il faut surtout remarquer la position des fibres transverses qui, chez Urocentrum (1), sont parallèles à la direction de la cinétie tandis que chez Turaniella (2), elles sont perpendiculaires au cylindre cinétosomien. Dans ce dernier exemple, noter aussi les origines diamétralement opposées des fibres transverses et des fibres postciliaires identiques à celles de Tetrahymena pyriformis (3). Les fibres cinétodesmales sont parallèles à la direction générale des cinéties. Les sacs parasomaux sont situés en avant des cinétosomes, accolés ou séparés de ces derniers. Chez Turaniella vitrea, noter l'absence de fibres microtubulaires longeant la cinétie sur sa gauche, qui sont par contre présentes chez Tetrahymena pyriformis.
(T : fibres transverses; PC : fibres postciliaires; KD : fibre cinétodesmale; TU : fibres microtubulaires supplémentaires; SP : sac parasomal).

FIGURE N°3

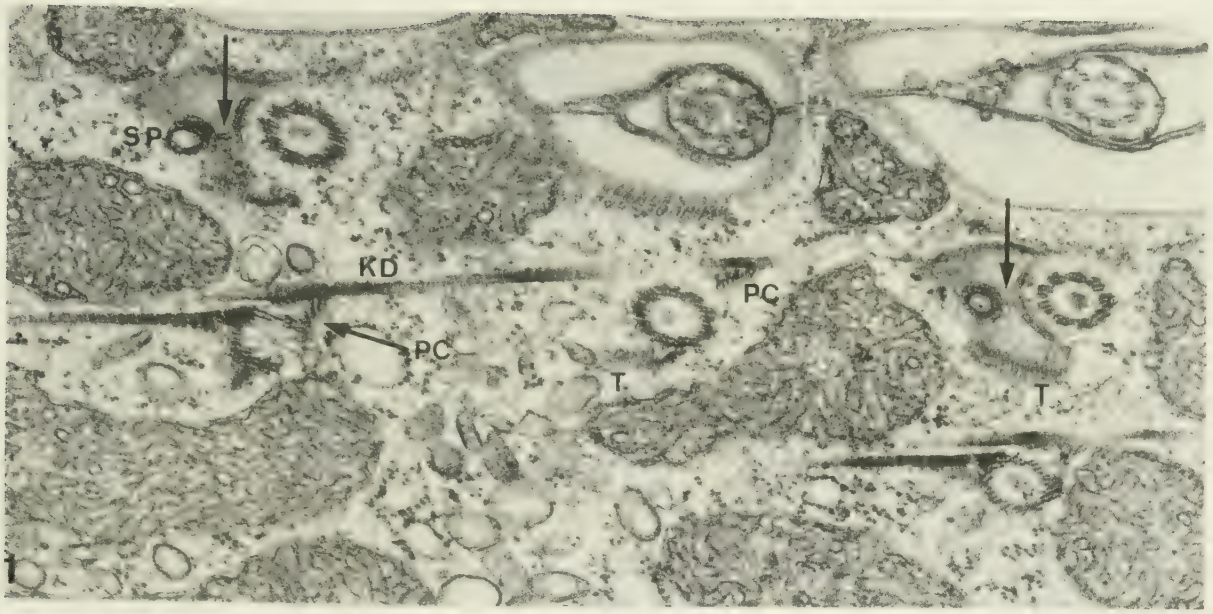
PLANCHE IV.

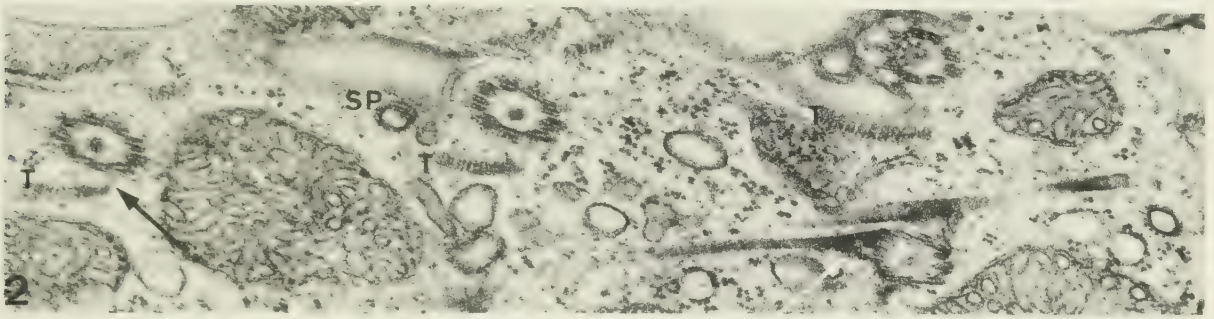
Fig. 1 - Urocentrum turbo.
(X 30 000).
Coupe tangentielle de la paroi cellulaire. L'organisation en cinétosomes jumelés a disparu, nous avons ici des cinétosomes isolés dans les cinéties somatiques. On retrouve les dérivés ectoplasmiques; KD : la fibre cinétodesmale se dirigeant vers l'avant parallèlement à l'axe de la cinétie; PC : les fibres postciliaires formant un angle d'environ 45° avec la direction de la cinétie; T : les fibres transverses parallèles au cylindre cinétosomien et dont une des fibres tubulaires qui les constituent est très proche d'un triplet du cinétosome dans le secteur postérieur gauche. Le sac parasomal (SP) est ici placé en avant du cinétosome et relié à celui-ci par un mince tractus.

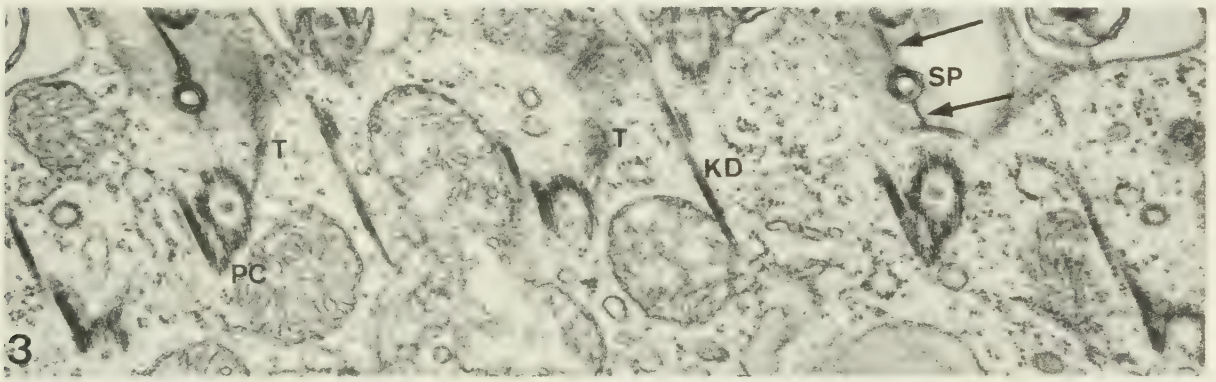
Fig. 2 - Urocentrum turbo.
(X 30 000).
Coupe tangentielle de la paroi cellulaire. L'organisation des cinétosomes est identique à celle observée précédemment. Cependant, on distingue plus nettement les origines des dérivés ectoplasmiques. On constate que la fibre cinétodesmale (KD) est scindée en deux parties sur une courte distance (flèche blanche) au contact des triplets du cinétosome. Les fibres transverses (T) semblent être en relation avec des triplets du secteur postérieur gauche des cinétosomes par l'intermédiaire d'une mince zone dense (flèche). Elles remontent en surface sur le côté gauche et viennent renforcer les parois des dépressions où sont implantés les cinétosomes.

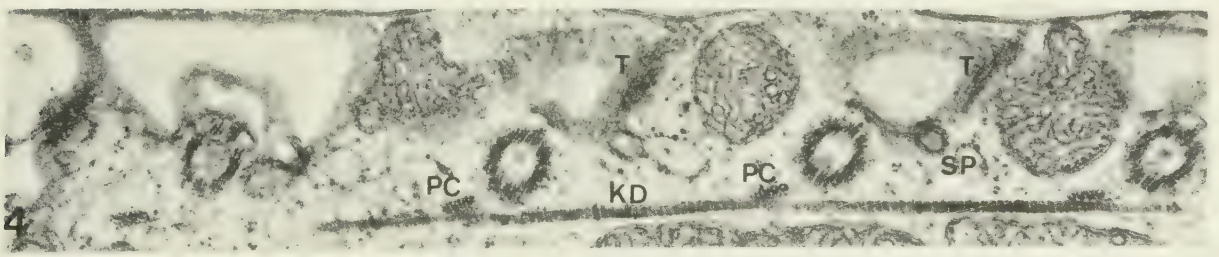
Fig. 3 - Urocentrum turbo.
(X 30 000).
Coupe tangentielle oblique de la paroi cellulaire. On remarque: la position des sacs parasomaux (SP) à l'avant, séparés des cinétosomes; le trajet des fibres cinétodesmales doublées par les alignements de tubules des fibres postciliaires l'étalement des fibres transverses.

Fig. 4 - Urocentrum turbo.
(X 30 000).
Coupe tangentielle de la paroi cellulaire. On retrouve les sacs parasomaux (SP) à l'avant des cinétosomes. Une fibre cinétodesmale (KD) d'un cinétosome éloigné se dirige vers l'avant et longe l'alignement de cinétosomes dont les fibres postciliaires, qui se sont courbées, remontent vers la surface de la cellule en se dirigeant vers l'arrière suivant un trajet parallèle, mais inverse, à la fibre cinétodesmale.


SP
KD
PC
PC
T
T
1


SP
T
T
2


SP
T
T
KD
PC
3


T
T
PC
KD
PC
SP
4

3. Liaisons intercinétosomiennes dans les paires.

Ces liaisons s'observent uniquement entre les deux partenaires des paires de cinétosomes, donc chez les Ciliés du premier ensemble (Frontonia, Disematostoma, Paramecium, Faurella, Neobursaridium). Elles sont visibles au niveau de la zone du "cartwheel". Jusqu'à présent de telles desmoses avaient été observées par Pitelka (1965) chez Paramecium. Elles réunissaient les deux cinétosomes d'une même paire sur leur côté gauche, en prenant appui sur les triplets 4, 5 et 6 du cinétosome postérieur et 2 et 3 du cinétosome antérieur.

a/ Nous avons retrouvé ces liaisons chez Paramecium aurelia (Pl. III, fig. 1 et 3; Figure 2) où elles sont limitées strictement à la zone proximale du cinétosome sans dépasser la hauteur du "cartwheel" (Pl. III, fig. 3). Elles sont constituées de microfibrilles striées transversalement d'une manière très fine, chez Paramecium aurelia (Pl. II, fig. 1 et 3), plus nettement marquées chez Paramecium caudatum (Allen 1971).

b/ Chez Disematostoma invallatum et Disematostoma colpidioïdes (Pl. I, fig. 4), des liaisons relient les 2 cinétosomes d'une même paire sur leur côté gauche. Elles paraissent s'appuyer sur les triplets 4 et 5 du cinétosome postérieur et 2 et 3 du cinétosome antérieur. Dans ces espèces, la liaison est constituée de microfibrilles ne montrant aucune trace de striation transversale (Figure 2).

Le développement de ces liaisons à la base des cinétosomes, en particulier contre le cinétosome postérieur peut gêner l'observation des fibres transverses associées à ce dernier. Par contre, si les sections intéressent des niveaux situés au-dessus des points d'attache de la liaison, les fibres transverses sont visibles dans le secteur gauche du cinétosome postérieur (Pl. I, fig. 4; Pl. III, fig. 3), ce qui pourrait signifier que les fibres transverses du cinétosome postérieur prendraient naissance au-dessus de la zone occupée par la liaison, celle-ci étant rattachée au triplet 4, 5 ou 6 dans le secteur antérieur gauche de ce cinétosome. Ceci explique que lorsqu'on observe ces liaisons et les cinétosomes on constate la présence des fibres transverses uniquement, dans le secteur antérieur gauche du cinétosome antérieur (Pl. I, fig. 4).

c/ Les différentes espèces du genre Frontonia ne nous ont pas permis d'observer de telles liaisons à l'intérieur des paires de cinétosomes.

d/ Chez Neobursaridium gigas (Nilsson 1969), on distingue nettement une desmose microfibrillaire reliant sur leur côté gauche les deux cinétosomes de la même paire. Il semble donc que, dans ce premier ensemble de Péniculiens, seules les Frontonia ne possèderaient pas de liaisons entre les deux partenaires des paires de cinétosomes somatiques.

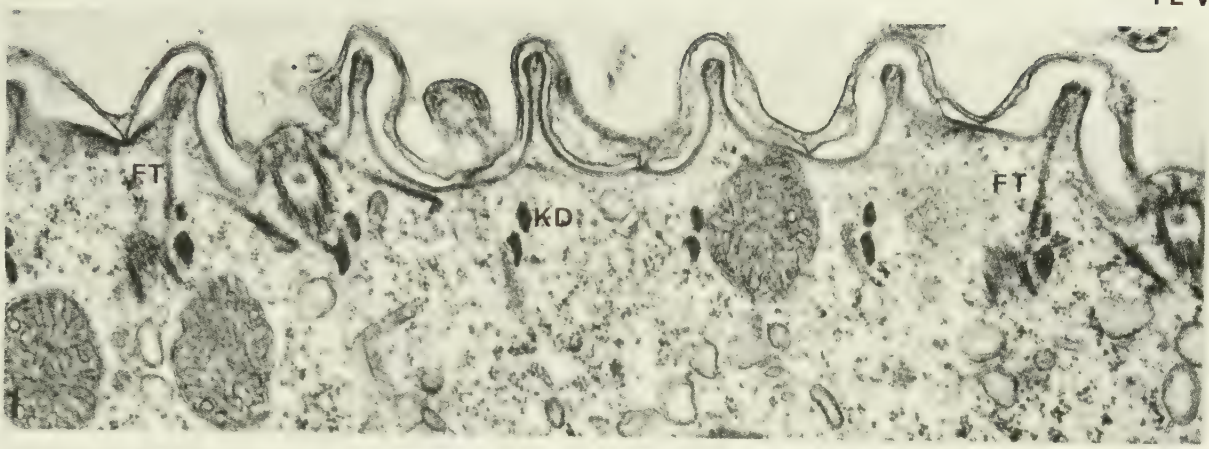
PLANCHE V.

Fig. 1 - Urocentrum turbo.
(X 30 000).
Coupe longitudinale de la paroi cellulaire. Les crêtes ectoplasmiques élargies au sommet sont bien développées et les alvéoles qui les surmontent épousent étroitement leur forme. Les cinétosomes sectionnés longitudinalement sont accompagnés par des sections transversales de fibres cinétodesmales (KD) venant de cinétosomes plus éloignés. Les fibres transverses sont visibles, se dirigeant sous le plancher des alvéoles. On remarque (FT) des fibres tubulaires qui montent vers la surface de la cellule et se dirigent à l'intérieur des crêtes vers le sommet de celles-ci. Nous pensons qu'elles correspondent aux fibres postciliaires qui s'élanceraient vers le sommet des crêtes et de là se courberaient pour se diriger vers l'arrière.

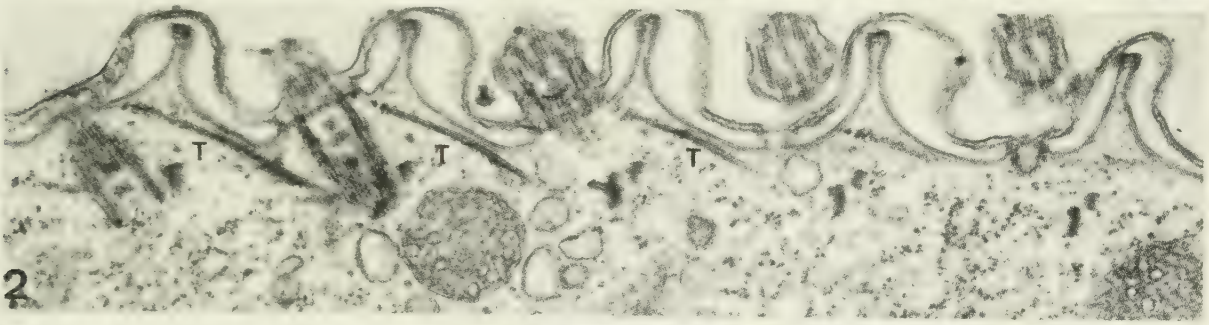
Fig. 2 - Urocentrum turbo.
(X 30 000).
Coupe longitudinale de la paroi cellulaire. On observe nettement la position des fibres transverses (T) sous le plancher des alvéoles et la base des crêtes.

Fig. 3 - Urocentrum turbo.
(X 30 000).
Coupe longitudinale de la paroi cellulaire. Remarquer le sommet des crêtes, renforcées par deux microtubules (flèches) et comme dans la figure 1, les fibres tubulaires des postciliaires qui cheminent dans les crêtes (FT).

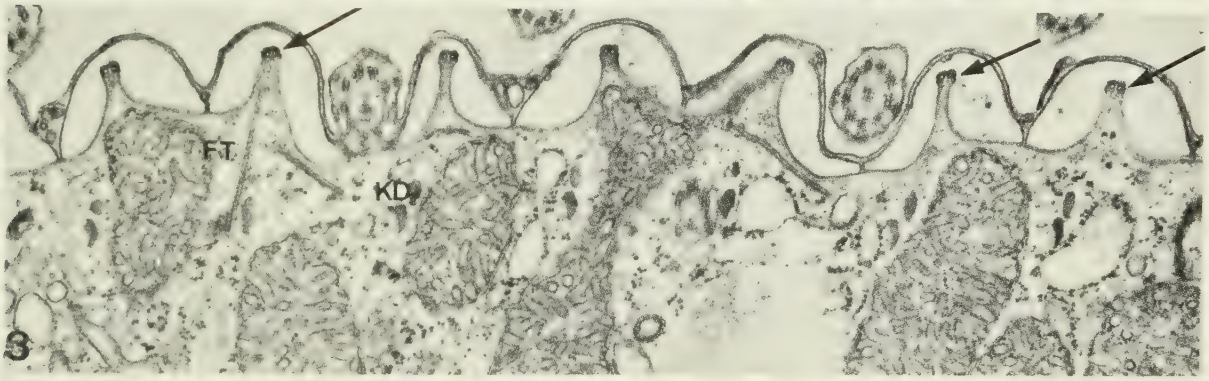
Fig. 4 - Paramecium aurelia.
(X 30 000).
Coupe longitudinale de la paroi cellulaire montrant les crêtes acuminées, dépourvues de microtubules, qui n'atteignent pas le sommet des alvéoles entourant les cils. On aperçoit par endroit un tractus (SM) qui relie le plafond et le plancher d'un alvéole. Comparer la morphologie et la structure de ces crêtes avec celle des crêtes de la figure 1.



1



2



3

4

E - SACS PARASOMAUX.

Les imprégnations argentiques montrent très nettement que les mailles de l'argyrome enserrent un groupe de 3 ou de 2 corpuscules (Roque 1961 a). En nous reportant à nos observations précédentes dans un ensemble de trois corpuscules, ceux qui sont placés sensiblement sur le même axe longitudinal correspondent à deux cinétosomes d'une même paire; le troisième, généralement déjeté sur le côté droit est un sac parasomal. De même dans les cas où on n'observe, après imprégnation argentique, que deux corpuscules l'un est un cinétosome, l'autre, plus antérieur, est un sac parasomal plus ou moins rapproché du cinétosome. En conservant la distinction établie entre les espèces à cinétosomes appariés et celles à cinétosomes simples, nous nous sommes attaché à définir avec précision la position des sacs parasomaux et leurs rapports avec les cinétosomes.

1. Dans le premier ensemble de Péniculiens, un seul sac parasomal est associé à une paire de cinétosomes (Pl. I, fig. 1 et 3; Pl. II, fig. 1 et Pl. III, fig. 1). Il est situé sur le côté droit, au sommet d'un triangle dont les cinétosomes forment la base. Il est relié par de fins tractus membranaires à la partie distale des cinétosomes, au niveau où la membrane cellulaire externe se replie pour venir recouvrir la région basale du cil. Sur des sections transversales intéressant l'endoplasme, donc plus profondes, on retrouve la même disposition, les liaisons membranaires ayant disparu (Pl. I, fig. 4; Pl. III, fig. 1 et 3); on peut alors vérifier sa position, à la droite des cinétosomes puisque la section du sac parasomal est placée du même côté que les fibres cinétodesmales (Pl. I, fig. 4; Pl. III, fig. 1 et 3). Cette disposition se retrouve aussi dans le cortex de Neobursaridium gigas (Nilsson 1969).

2. Dans le deuxième ensemble de Péniculiens à cinétosomes isolés, il existe un seul sac parasomal à l'avant de chaque cinétosome somatique.

Chez Urocentrum turbo, le sac parasomal est placé à l'avant de chaque cinétosome à 650 Å de distance moyenne, il est réuni à celui-ci par un petit tractus (Pl. IV, fig. 1 et 3). Cette disposition correspond à celle reconnue chez Lembadion lucens (de Puytorac 1967) où la distance séparant le cinétosome du sac parasomal, matérialisée aussi par un tractus, est légèrement plus grande.

Chez Turaniella vitrea (qui se signalait déjà par l'absence d'argyrome), le sac parasomal est toujours situé en avant du cinétosome étroitement accolé à ce dernier sans aucun tractus de liaison (Pl. VI, fig. 3). Le diamètre interne du sac parasomal est de 0,1 μ environ et il est très souvent occupé par un petit granule dense ce qui évoque une activité de pinocytose intense à ce niveau (Pl. VI, fig. 3). Comme pour la position des fibres transverses, celle du sac parasomal rappelle ici très nettement les images obtenues sur le cortex de Tetrahymena pyriformis (Allen 1967).

3. Conclusions.

La disposition des sacs parasomaux associés aux cinétosomes des cinéties somatiques permet de maintenir la distinction faite dès le début de l'étude du cortex entre les deux ensembles de Péniculiens.

PLANCHE VI.

Fig. 1 - Turaniella vitrea.
(X 18 000).
Coupe longitudinale de la paroi cellulaire. On aperçoit un alvéole (CA) dont le plancher légèrement bombé repose sur un épiplasme très épais (MP). Au sommet de la courbure du plancher de l'alvéole, on distingue un alignement de onze microtubules accolés à la membrane unitaire interne qui délimite les alvéoles (flèche).

Fig. 2 - Turaniella vitrea.
(X 30 000).
Coupe longitudinale de la paroi cellulaire. On observe un cil entouré par des alvéoles. L'épiplasme épais se poursuit près du cinétosome en une mince strate granuleuse qui entoure le cylindre cinétosomien. De part et d'autre de celui-ci, se faisant vis-à-vis, on distingue les fibres transverses (T) et les fibres postciliaires (PC). Remarquer (double flèche) la structure en cône, ouverte à sa base interrompant l'épiplasme.

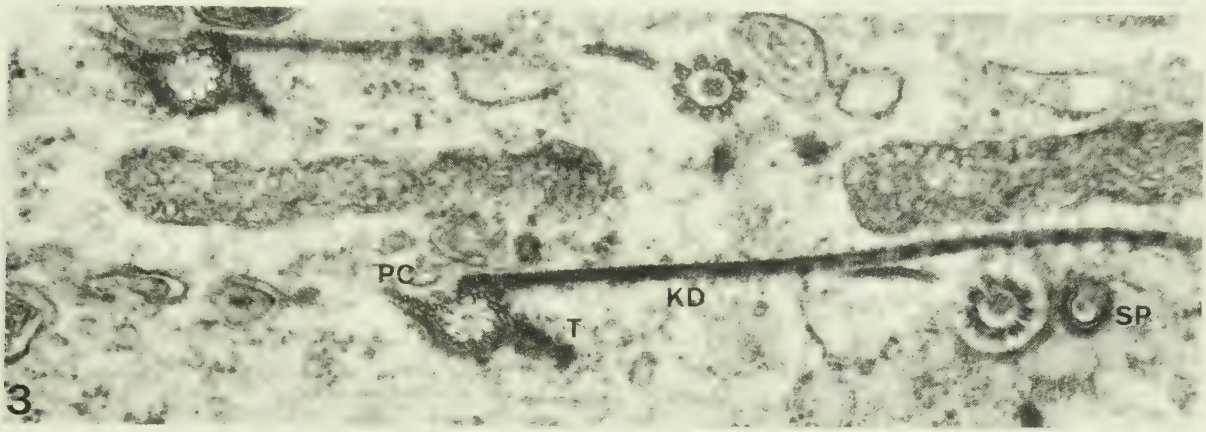
Fig. 3 - Turaniella vitrea.
(X 39 000).
Coupe tangentielle de la paroi cellulaire. Le sac parasomal (SP) est situé devant le cinétosome et lui est étroitement accolé. Les fibres transverses (T) et postciliaires (PC) naissent autour du cinétosome qui est entouré par un manchon d'un matériau très opaque aux électrons. Les origines de ces dérivés ectoplasmiques sont diamétralement opposées. La fibre cinétodesmale (KD) se dirige vers l'avant parallèlement à la direction de la cinétie.

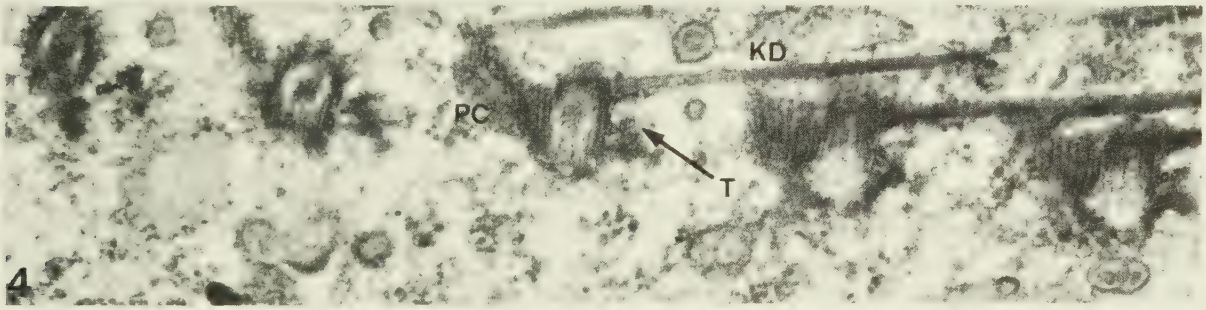
Fig. 4 - Turaniella vitrea.
(X 42 000).
Coupe longitudinale d'une portion de cinétie montrant la disposition des dérivés ectoplasmiques. KD : fibre cinétodesmale; PC : postciliaire; T : fibres transverses à l'opposé des fibres postciliaires.

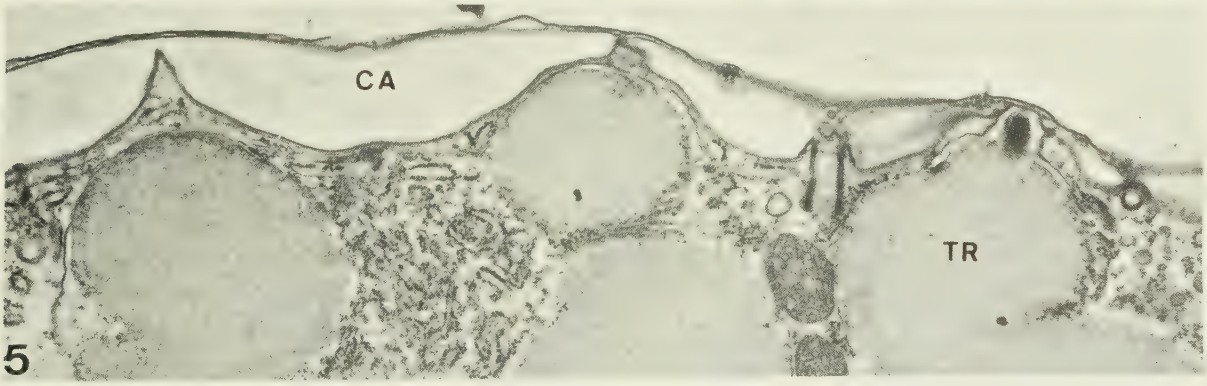
Fig. 5 - Disematostoma colpidioïdes.
(X 18 000).
Coupe longitudinale de la paroi cellulaire montrant les alvéoles de la couche alvéolaire (CA) et une crête semblable à celles des Paramécies (Pl. V, fig. 4).

CA
ER
1

KD
PC
T
2


PC
KD
T
SP
3


KD
PC
T
4


CA
TR
5

Les grandes lignes qui se dégagent des premières observations comparées du cortex de ces Ciliés, malgré les divisions qu'elles nous permettent d'effectuer, doivent être utilisées avec prudence. Le cortex étant un territoire très mouvant susceptible de changer d'un individu à l'autre dans une même espèce (Hufnagel 1966-1967-1969), il nous faudra pour conserver ces distinctions, les associer à d'autres caractères plus constants ou plus différents. Néanmoins, ces caractéristiques peuvent être déjà retenues pour "typifier" certains genres ou certaines espèces et les réunir ou les dissocier.

Le premier ensemble est donc caractérisé par la présence d'un argyrome dessiné par les crêtes ectoplasmiques bien développées; par des cinéties somatiques à cinétosomes appariés (en majorité) généralement réunis par des desmoses; par des sacs parasomaux reliés par des tractus aux paires de cinétosomes et formant avec eux des triangles équilatéraux. Il s'oppose au second ensemble de Ciliés qui se subdivise lui-même en deux groupes : le premier (Urocentrum et Lembadion) possède des crêtes renforcées par des rideaux de tubules, un argyrome en carré et des cinéties somatiques constituées par des cinétosomes simples précédés de sacs parasomaux, légèrement éloignés de ces derniers. L'autre groupe (dont le type serait Turaniella vitrea) se distingue par l'absence d'argyrome, possède des rideaux de microtubules noyés dans l'épiplasme sous la couche alvéolaire et des cinéties somatiques aux cinétosomes étroitement accolés aux sacs parasomaux qui les précèdent.

F - SYSTEMES MICROFIBRILLAIRES.

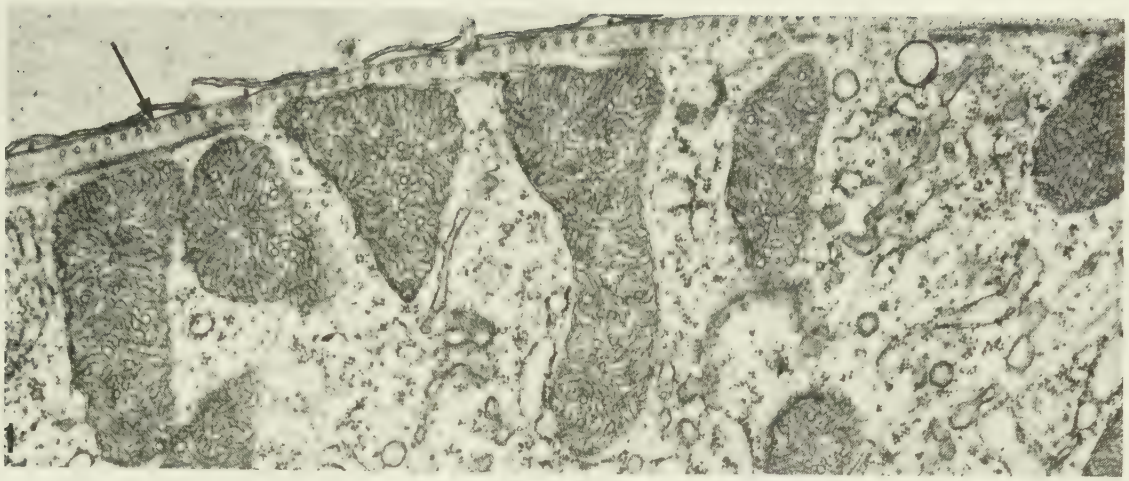
Reconnu par Gelei (1937) en microscopie photonique et retrouvé plus tard chez Paramecium en microscopie électronique par Sedar et Porter (1955) et d'autres auteurs dont Pitelka (1965), le "treillis infraciliaire" ou "infraciliary lattice" existe dans les espèces que nous avons regroupées dans le premier ensemble pour leurs caractères corticaux particuliers. Il se compose de paquets de microfibrilles compactes formant un réticulum (Pl. III, fig. 2 et 3 et Pl. II, fig. 2) qui dessine une série de polygones autour de la région proximale des cinétosomes. Une structure en tout point semblable se rencontre aussi en surface, sous-jacente à l'épiplasme (Pl. I, fig. 2 et 3 et Pl. II, fig. 3). On distingue à ce niveau des groupements de microfibrilles qui convergent vers les dépressions où sont implantés les cils (Pl. I, fig. 2). Ces observations concordent avec celles d'Allen (1971) qui a étudié minutieusement ces systèmes chez Paramecium caudatum. D'après cet auteur, il existe dans le cortex de ce Cilié trois systèmes fibrillaires distincts et indépendants. Le premier correspond à celui que nous avons signalé au sommet des crêtes ectoplasmiques, le second converge vers les dépressions occupées par les cils et le troisième, le plus profond est celui que l'on nomme habituellement le "treillis infraciliaire". Les Ciliés du premier ensemble possèdent, comme Paramecium caudatum, ce treillis infraciliaire. Par contre, cette structure n'a pas été décelée chez Urocentrum, Lembadion et Turaniella, c'est-à-dire dans le deuxième ensemble.

PLANCHE VII.

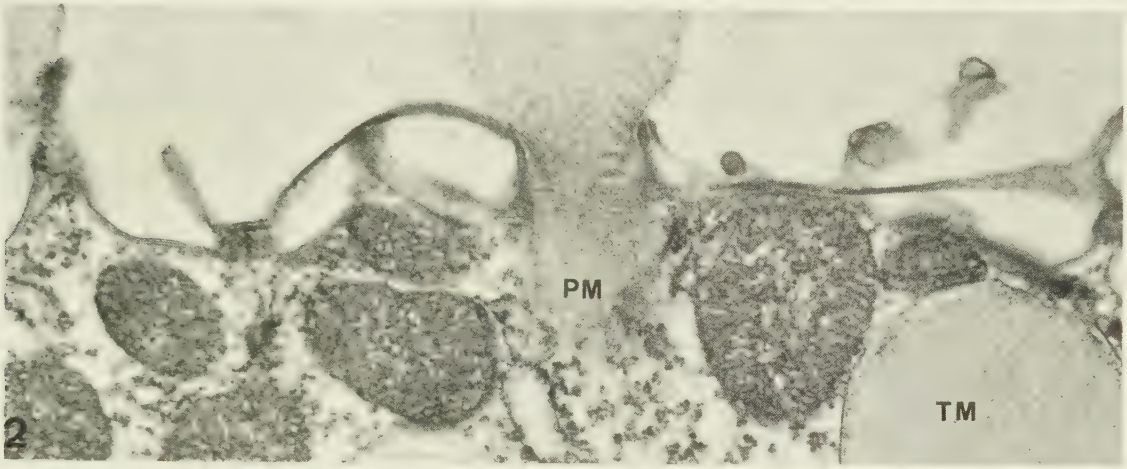
Fig. 1 - Urocentrum turbo.
(X 18 000).
Coupe longitudinale de la paroi cellulaire dans une zone non ciliée. On remarque la position des mitochondries sous-jacentes à une strate grenue qui entoure des microtubules.

Fig. 2 - Urocentrum turbo.
(X 30 000).
Coupe longitudinale de la paroi cellulaire dans la zone de la scopula montrant des mucocystes (TM) et l'un d'eux (PM) au moment de la décharge.

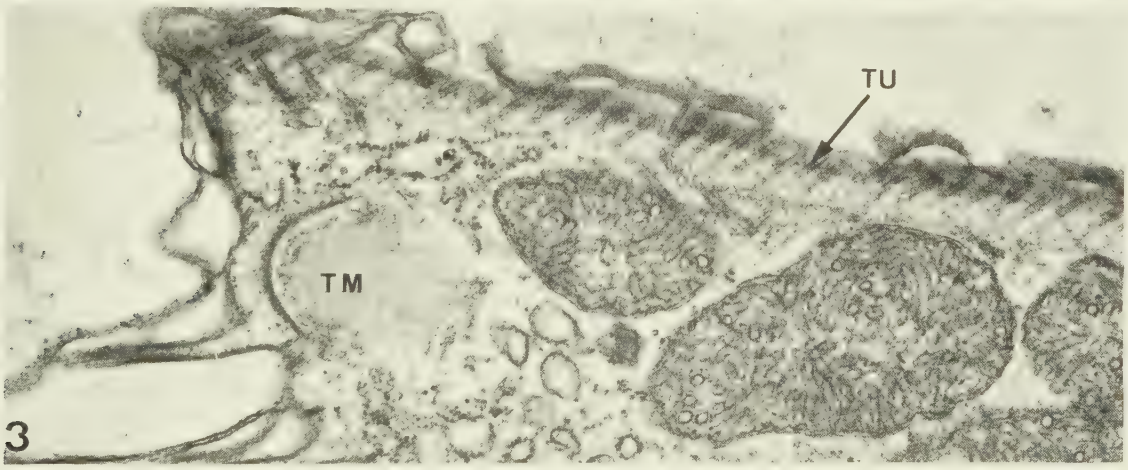
Fig. 3 - Urocentrum turbo.
(X 30 000).
Coupe longitudinale de la paroi cellulaire dans une zone non ciliée où on retrouve les microtubules de la figure 1 sectionnés longitudinalement et disposés en chevrons (TU).



1



2



3

G - CONCLUSIONS.

1 - MEMBRANES ET EPIPLASME.

Fauré-Frémiet et André (1968) rappellent que chez tous les Ciliés le corps est recouvert par une pellicule externe continue, "l'unit membrane" de Robertson (1959-1964) ou la "3-ply-membrane" de Pitelka; dessous se trouvent généralement d'autres membranes ou des strates ectoplasmiques, l'ensemble formant une enveloppe corticale qui peut prendre trois aspects différents selon les espèces :

- 1er type : avec une seule membrane unitaire, la membrane externe.

- 2ème type : avec une membrane unitaire externe, doublée par une membrane unitaire interne discontinue.

- 3ème type : avec une membrane unitaire externe, et une membrane unitaire interne repliée sur elle-même, délimitant des alvéoles ou espaces péribasaux.

C'est à ce troisième type que correspond l'enveloppe corticale des Ciliés que nous avons étudiés. Mais des Ciliés autres que les Péniculiens (Gymnostomes, Trichostomes, Tétrahyméniens, Péritriches) possèdent ce même type d'organisation (voir revue dans Fauré-Frémiet et André, 1968).

Les Péniculiens n'ont donc pas une structure corticale qui leur soit propre; de même il n'est pas possible, parmi les espèces étudiées, de séparer des groupes en s'appuyant uniquement sur le critère "membrane corticale". L'épiplasme présent dans le troisième type de Fauré-Frémiet et André existe ailleurs que dans les espèces que nous avons étudiées; seul Turaniella vitrea a un épiplasme plus épais que les autres Péniculiens.

2 - CRETES ECTOPLASMIQUES ET ARGYROME.

Toutes les espèces étudiées montrent des crêtes ectoplasmiques bien développées à l'exception de Turaniella vitrea. Pourtant certains genres (Frontonia, Disematostoma, Neobursaridium) ont des crêtes dépourvues de microtubules; alors que Urocentrum et Lembadion ont des crêtes pourvues de microtubules, le genre Turaniella vitrea a des crêtes atténuées pouvant être rattachées à celles de ces deux derniers genres. L'origine de ces microtubules a été déterminée chez Urocentrum turbo (fibres postciliaires), mais pas chez Lembadion lucens (de Puytorac 1967), ni chez Turaniella vitrea.

C'est donc à partir de l'absence ou de la présence de ces microtubules que nous avons commencé à séparer les Péniculiens en deux ensembles distincts. Les crêtes ectoplasmiques sont aussi responsables du dessin de l'argyrome; les Ciliés du premier ensemble présentent un argyrome à mailles hexagonales plus ou moins régulières; ceux du second ensemble ont un argyrome à mailles carrées; Turaniella vitrea fait encore une fois exception, puisque l'atténuation très forte de ses crêtes entraîne chez lui l'absence d'argyrome. La distinction entre les deux ensembles est donc maintenant étayée par le critère "dessin de l'argyrome".

3 - CINETOSOMES.

Dans la classe des Ciliés, de nombreuses espèces possèdent uniquement des cinéties somatiques dont l'infraciliature est constituée par des cinétosomes isolés. D'autres montrent des cinétosomes appariés et certaines possèdent à la fois des régions dotées de cinétosomes isolés et d'autres de cinétosomes appariés. C'est le cas parmi les Gymnostomes : Dileptus cygnus (Grain et Golinska 1969), Pseudomicrothorax dubius (Peck 1971), chez les Trichostomes : Colpoda cucullus (Didier et Chessa 1970), Loxodes (de Puytorac et Njiné 1970), chez les Scuticociliatidés : Dexiotricha colpidiopsis et Dexiotricha media (Peck 1971), Conchophthirius curtus (Antipa 1971), chez les Hétérotriches : Nyctothères (Paulin 1967; Albaret 1970), Sicuophora xenopi (de Puytorac et Grain 1968), Blepharisma (Kennedy 1965), Stentor et Spirostomum (Grain 1968; Bannister et Tatchel 1968).

Chez les Péniculiens, nous avons constaté l'existence de deux possibilités. Les cinéties somatiques du premier ensemble sont constituées en majorité par des successions de paires de cinétosomes, celles du second ensemble par des cinétosomes isolés.

Le caractère "association ou isolement" des cinétosomes n'est pas donc en soi propre aux Péniculiens, mais il permet, à l'intérieur de ceux-ci, de confirmer la séparation en deux ensembles.

a/ Cependant, l'étude des dérivés cinétosomiens va augmenter les différences entre les paires de cinétosomes des Péniculiens du premier ensemble et celles d'autres groupes de Ciliés. Chez ces derniers, les observations des auteurs ont montré :

- qu'il existe des desmoses entre le cinétosome antérieur et le cinétosome postérieur, en relation avec des triplets bien déterminés à différents niveaux du cylindre cinétosomien.

- que les cinétosomes postérieurs possèdent toujours des fibres postciliaires tandis que le cinétosome antérieur en est dépourvu.

- que les fibres transverses sont avant tout l'apanage du cinétosome antérieur.

- que dans le secteur antérieur droit du cinétosome postérieur, s'organise un matériau à structure périodique ou non, peu développé (Sicuophora, Colpoda) ou qui peut s'allonger soit vers la partie antérieure (fibres cinétodesmales), soit vers la partie postérieure, pour former des fibres rétrodesmales (Spirostomum, Loxodes), soit encore transversalement pour constituer les fibres catétodesmales (Sicuophora).

- que le secteur postérieur gauche du cinétosome postérieur peut être enveloppé par un matériau très contrasté qui s'avance le long des fibres postciliaires (Loxodes, Hétérotriches).

- que dans le secteur postérieur gauche du cinétosome antérieur peut apparaître un matériau qui s'organise en une fibre de direction transversale (Sicuophora) ou postérieure (Colpoda).

Chez les Péniculiens du premier ensemble, il ressort des travaux de Pitelka (1965-1968), de Jurand et Selman (1969) et d'Allen (1971) sur les Paramécies, de Nilsson (1969) sur Neobursaridium et de nos observations :

- qu'il existe des desmoses entre le cinétosome antérieur et le cinétosome postérieur en relation avec des triplets bien déterminés à la base du cylindre cinétosomien.

- que le cinétosome postérieur possède toujours des fibres postciliaires alors que le cinétosome antérieur en est dépourvu.

- que les deux cinétosomes de la paire possèdent chacun des fibres transverses.

- que dans le secteur antérieur droit du cinétosome postérieur s'organise uniquement et toujours une fibre cinétodesmale vraie, périodique, à direction antérieure (reliée au cinétosome antérieur par une desmose chez Paramecium caudatum et Necbursaridium gigas).

- que la base des cinétosomes est toujours plus ou moins enveloppée dans un manchon de matériel dense.

- qu'il n'y a aucun dérivé particulier dans le secteur postérieur gauche du cinétosome antérieur.

Ainsi le premier ensemble de Péniculiens montre un type d'organisation de dérivés cinétosomiens qui est relativement simple par rapport à ce qui existe chez d'autres ordres de Ciliés, cette simplicité d'organisation des dérivés peut donc être considérée comme caractérisant les Hyménostomes Péniculiens du premier ensemble.

b/ Chez la plupart des Ciliés, les cinétosomes somatiques sont isolés et leurs dérivés ectoplasmiques ont la position suivante :

- la fibre cinétodesmale part du secteur antérieur droit vers l'avant.

- les fibres postciliaires partent du secteur postérieur droit vers l'arrière, leur alignement au départ formant un angle voisin de 60° avec la direction de la cinétie.

- les fibres transverses partent du secteur antérieur gauche vers la gauche, sans rapport direct avec les triplets du cinétosome, leur alignement au départ étant parallèle à la paroi du cylindre cinétosomien.

Dans le deuxième ensemble des Péniculiens étudiés, tous les dérivés ectoplasmiques existent autour des cinétosomes, mais certains ont des dispositions particulières :

- la fibre cinétodesmale reste identique au type classique.

- les fibres postciliaires, toujours situées dans le secteur postérieur droit, ont un alignement au départ qui forme avec la direction de la cinétie un angle très faible de 30° à 45° environ.

- les fibres transverses toujours placées dans le secteur antérieur gauche sont en rapport avec un triplet cinétosomien au départ et forment un alignement de tubules qui chez Turaniella est oblique par rapport à la paroi du cinétosome et dessine avec la direction de la cinétie un angle d'environ 30°. Chez Urocentrum, l'alignement des fibres transverses est parallèle à la direction de la cinétie, mais plus latérale que chez Turaniella.

La disposition des dérivés de Turaniella rappelle celle observée chez Tetrahymena pyriformis (Allen 1967) et chez Glaucoma (Peck 1971). Si on ne considère que les fibres postciliaires, une position particulière caractérise au sein des Péniculiens le deuxième ensemble et de ce fait le triplet 9 auquel elles sont associées se retrouve pratiquement sur l'axe antéro-postérieur de la cinétie (cette remarque est valable pour les Tétrahyméniens).

Les deux ensembles de Péniculiens sont donc bien différents l'un de l'autre en ce qui concerne la disposition des cinétosomes somatiques et celle de leurs dérivés ectoplasmiques.

4 - SACS PARASOMAUX.

Dans le premier ensemble de Péniculiens, le sac parasomal est placé à droite des paires de cinétosomes et dessine avec eux un triangle.

Dans le second ensemble, le sac parasomal est placé en avant du cinétosome isolé, soit relié à celui-ci par un tractus (Lembadion - Urocentrum), soit directement accolé à lui (Turaniella). Là encore, Turaniella montre une ressemblance avec Tetrahymena (Allen 1967).

Les deux ensembles sont donc nettement distincts et le "triangle" cinétosome - sac parasomal n'est pas caractéristique de tous les Péniculiens mais seulement du premier ensemble.

5 - TRICHOCYSTES.

Les Ciliés du premier ensemble sont équipés de trichocystes fusiformes du type paramécien. Leur implantation est semblable dans toutes les espèces et elle souligne le tracé de l'argyrome. Par opposition, le second ensemble ne montre pas le même type de trichocystes : Urocentrum turbo possède des mucocystes en grande abondance tandis que chez Turaniella vitrea aucun trichocyste ni mucocyste ne peuvent être mis en évidence.

6 - SYSTEMES MICROFIBRILLAIRES.

Seuls, les Ciliés du premier ensemble possèdent, à trois niveaux différents de leur cortex des systèmes microfibrillaires, le plus profond étant le "treillis infraciliaire".

Nous pouvons maintenant dresser un tableau qui met en évidence la séparation des Péniculiens étudiés en deux sous-ensembles (Tableau n° 2). Il apparaît alors que les espèces du premier ensemble présentent une grande homogénéité dans leurs structures corticales, alors que dans le second ensemble, dans le détail, l'hétérogénéité semble être la règle, et Turaniella vitrea s'isole ainsi d'Urocentrum et de Lembadion.

D'autre part, la plupart des structures corticales observées se rencontrent également ailleurs que chez les Péniculiens. C'est pourquoi, l'argument du cortex n'est pas suffisant pour définir le type "Péniculien". Il faudra pour cela rechercher d'autres caractères plus exclusifs. Le seul intérêt de l'étude des structures corticales a donc été de regrouper, au sein des Péniculiens, certaines espèces entre elles. Un tableau général annexe (Tableau n° 3) regroupe tous les renseignements obtenus sur leurs structures corticales.

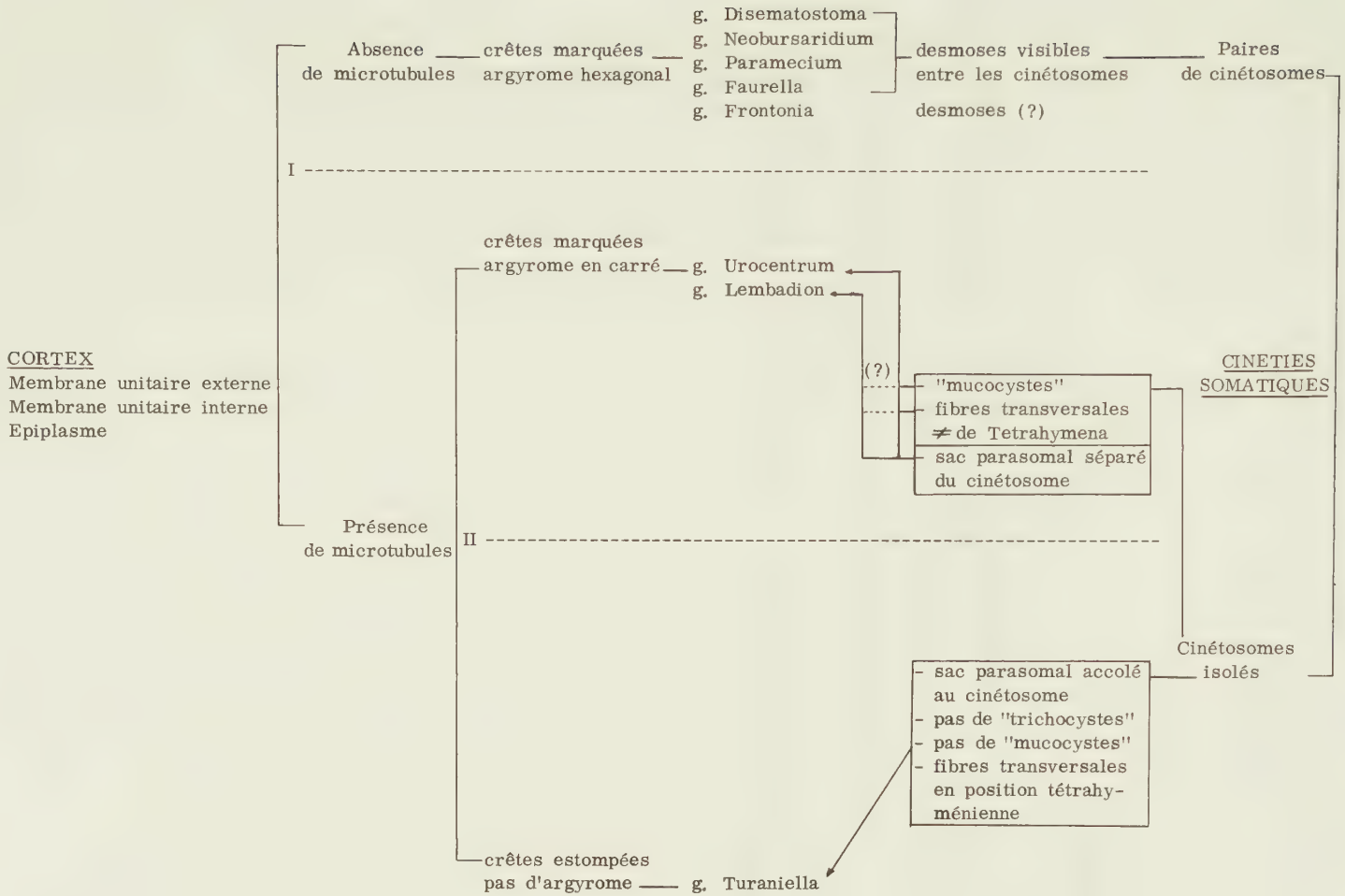


Tableau n° 2 - Division des Hyménostomes Péniculiens en deux sous-ensembles d'après leurs ultrastructures corticales.

Tableau n° 3 - Tableau récapitulatif de l'organisation corticale des Hyménostomes Péniculiens.

Les crêtes épiplasmiques sont renforcées par des tubules chez Lembadion lucens et Urocentrum turbo. En raison de son organisation, le plancher des alvéoles de Turaniella vitrea a été assimilé à une crête. Dans ces trois exemples, seule l'origine des tubules des crêtes d'Urocentrum turbo a pu être reconnue (PC : fibres postciliaires).

Tableau n° 3 (suite) -

- Chez Paramecium aurelia et Paramecium caudatum, il existe aussi des cinétosomes simples ou isolés (1) (2), dont les dérivés ectoplasmiques sont complets et conformes à l'organisation du cinétosome et de ses dérivés.

- Chez Urocentrum turbo, les fibres postciliaires vont renforcer le sommet des crêtes (3).

- Chez Turaniella vitrea, l'origine des fibres postciliaires est à l'opposé de celle des fibres transverses (4).

Ultrastructures corticales / Espèces	Enveloppe corticale : 1ère membrane unitaire + 2ème membrane unitaire sous-jacente	Couche alvéolaire		Epiplasme	Crêtes épiplasmiques				Systèmes fibrillaires localisés au sommet des crêtes, à leur base, treillis infraciliaire
		replis de la 2ème délimitant des alvéoles	présente sur toute la surface de la cellule		bien développées	très peu marquées	renforcées par des tubules	non renforcées par des tubules	
Frontonia depressa (= parvula)	+	+	+	+	+	-	+	+	+
Frontonia atra	+	+	+	+	+	-	-	+	+
Frontonia leucas	+	+	+	+	+	-	-	+	+
Disematostoma colpidioïdes	+	+	+	+	+	-	-	+	+
Disematostoma invallatum	+	+	+	+	+	-	-	+	+
Neobursaridium gigas (Nilsson 1969)	+	+	+	+	+	-	-	+	?
Paramecium aurelia	+	+	+	+	+	-	-	+	+
Paramecium caudatum	+	+	+	+	+	-	-	+	+
Lembadion lucens (de Puytorac 1968)	+	+	+	+	+	-	+(?)	-	?
Urocentrum turbo	+	+	+	+	+	-	$^{+}_{(PC)}$	-	-
Turaniella vitrea	+	+	+	++	-	+	+(?)	-	-

Tableau n° 3 - Tableau récapitulatif de l'organisation corticale des Hyménostomes Péniculiens.

Ultrastructures corticales / Espèces	Argyrome			Cinéties somatiques constituées par								
				des cinétosomes jumelés (paires)						des cinétosomes simples		
				CA			CP					
	hexagonal	carré	absent	PC	KD	T	PC	KD	T	PC	KD	T
Frontonia depressa (= parvula)	+	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-
Frontonia atra	+	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-
Frontonia leucas	+	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-
Disematostoma colpidioïdes	+	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-
Disematostoma invallatum	+	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-
Neobursaridium gigas (Nilsson 1969)	+	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-
Paramecium aurelia	+	-	-	-	-	+	+	+	+	-(1)	-	-
Paramecium caudatum	+	-	-	-	-	+	+	+	+	-(2)	-	-
Lembadion lucens (de Puytorac 1968)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
Urocentrum turbo	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+(3)	+	+
Turaniella vitrea	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+(4)	+	+

Liaisons en rapport avec les cinétosomes		Sacs parasomaux			Trichocystes (fusiformes)	Mucocystes
		cinétosomes jumelés	cinétosomes simples à l'avant			
microfibrillaires	périodique	sur le côté droit reliés par un tractus en triangle	séparés	accolés		
(-)	-	+	-	-	+	-
(-)	-	+	-	-	+	-
(-)	-	+	-	-	+	-
+	-	+	-	-	+	-
+	-	+	-	-	+	-
(+)	-	+	-	-	+	-
-	+	+	-	-	+	-
-	+	+	-	-	+	-
-	-	-	+	-	?	?
-	-	-	+	-	-	+
-	-	-	-	+	-	-

Tableau n° 3 (suite) - Tableau récapitulatif de l'organisation corticale des Hyménostomes Péniculiens.

CHAPITRE II.

LE PENICULUS.

Après avoir étudié Paramecium nephridiatum (1925) qu'il pensait être une nouvelle espèce et Paramecium caudatum (1932), Gelei, en 1934, décrit avec précision la ciliature buccale de Paramecium caudatum. Il désigne alors, sous le terme de "peniculus" la formation ciliée, ayant l'aspect "d'une large brosse" qui tapisse la paroi gauche de la cavité buccale des Paramécies. Il signale en même temps la présence de quatre stries ciliaires, qu'il dénomme "membrane quadripartite" au voisinage du "peniculus". L'usage ultérieur a voulu que l'on conserve pour ces structures les termes respectifs de "peniculus" et de "quadrulus".

Lund montrait l'existence de 8 rangées de cils dans le peniculus de Paramecium multimicronucleatum (1933), puis la présence d'un "quadrulus" (1941).

Dès 1934, Gelei est amené à revoir la position systématique du genre Paramecium placé jusqu'alors parmi les Trichostomes. Il l'inclut dans le nouveau sous-ordre des Trichohyménostomes.

En 1949, Fauré-Frémiet confirme, grâce à la technique des imprégnations argentiques, l'exactitude des observations de Gelei sur la ciliature buccale de Paramecium caudatum et, en particulier, l'existence de formations en brosses sur la paroi gauche de la cavité buccale. Mais, alors que Gelei appelait "peniculus" tout l'ensemble de cette formation buccale ciliée gauche, Fauré-Frémiet considère que ce terme s'applique à chacun des deux éléments composant cette formation ciliée : il y a donc un peniculus dorsal et un peniculus ventral chez Paramecium, ce qui est confirmé plus tard par Yusa (1955). Disons de suite que, sans nous arrêter aux objections de Canella (1970), nous adopterons cette signification du terme peniculus dans notre travail.

En même temps, Fauré-Frémiet constate que d'autres Hyménostomes, comme Stokesia, Disematostoma, Espejoia et Frontonia possèdent également des peniculus sur la partie gauche de la cavité buccale.

Ainsi, pour Fauré-Frémiet (1950), le peniculus devient un critère morphologique important qui permet de caractériser un type "péniculien" d'Hyménostomes, et de regrouper ainsi des Ciliés possédant des "peniculus" et "quatre cinéties parallèles parorales" (membrane quadripartite).

Gelei dans un écrit posthume (1954), considère Paramecium comme un Hyménostome vrai proche de Frontonia, hypothèse confirmée par Yusa (1955).

Les recherches, commencées par Roque en 1956, devaient prouver (1961 a) l'existence, parmi les Hyménostomes, d'un sous-ordre assez homogène : celui des Péniculiens Dans ce sous-ordre, sont réunies des formes possédant, outre des analogies dans les processus morphogénétiques, une ciliature buccale composée de trois "peniculus" (Roque considère la membrane quadripartite ou quadrulus comme l'homologue du troisième peniculus des

espèces des genres Frontonia et Disematostoma) et d'une "cinétie parorale". Ainsi, Frontonia et Disematostoma possèdent trois vrais peniculus et un vestibule très peu marqué, Stokesia a deux peniculus typiques et un troisième aux cinéties plus écartées, avec une ébauche plus nette du vestibule. Paramecium montre deux peniculus typiques et un "quadrulus", avec un vestibule bien développé, Urocentrum se rapproche de Paramecium (Roque 1961 a).

Ces travaux conduisent Corliss (1956-1961) à caractériser, dans l'ordre des Hymenostomatida DELAGE et HEROUARD, 1896, le sous-ordre des Peniculina FAURE-FREMIET et CORLISS, 1956 par l'existence d'un "oral ciliature dominated by the presence of peniculi deep in the buccal cavity". Ce sous-ordre réunit des espèces de grande taille à vestibule plus ou moins développé recouvert de cinéties somatiques, suivi d'une cavité buccale avec une "cinétie parorale" et trois peniculus longs et épais, le troisième (le plus dorsal) étant dans certaines espèces, constitué de rangées ciliaires écartées les unes des autres et représentant ainsi le quadrulus.

A - ASPECT ET COMPOSITION DES PENICULUS.

La face ventrale est conventionnellement celle qui porte "la bouche"; cette ouverture est plus proche du pôle antérieur chez les Péniculiens, les peniculus sont situés sur la paroi gauche de la cavité buccale.

Chez les espèces à cavité buccale peu différenciée et superficielle (ex. : Frontonia), les imprégnations argentiques montrent que les peniculus sont semblables, au niveau de leur infraciliature, à de longues lames de faux, fortement argentophiles, parallèles à l'axe longitudinal du Cilié.

Chez les espèces à cavité buccale profonde et à cytopharynx étroit et spiralé, ces peniculus décrivent des hélices dans leur partie postérieure, alors qu'ils sont encore sensiblement parallèles à l'axe du corps dans leur partie antérieure.

Bien que l'infraciliature des peniculus soit fortement révélée par les sels d'argent, il n'est pas toujours facile de distinguer le nombre de rangées de cinétosomes qui les constituent et de les séparer les uns des autres. Selon Gelei 1932, le peniculus de Paramecium est composé de huit rangées ciliaires qu'un mince hiatus permet de subdiviser en deux groupes de quatre rangées chacune. Pour Fauré-Frémiet (1949) puis Roque (1961 a), chacun des deux peniculus est constitué de quatre rangées ciliaires longitudinales. Il nous a paru intéressant de vérifier si ce nombre quatre est une constante pour les Péniculiens, ou s'il peut présenter des variations importantes. Il est évident que Roque, grâce aux imprégnations argentiques, a pu remarquer déjà une certaine variation du nombre de lignes cinétosomiennes dans les peniculus de nombreux Péniculiens. Mais il est parfois très utile de recourir au microscope électronique pour avoir une certitude absolue.

Le plus souvent, nos observations ont vérifié les données de la microscopie photonique. C'est ainsi que nous avons pu dresser un tableau (Tableau n° 4) dans lequel nous avons fait figurer les différentes espèces étudiées selon l'ordre décroissant du nombre de rangées ciliaires du peniculus (de 8 à 3); il apparaît ainsi des groupes qui correspondent aux familles connues, dans lesquelles viennent s'intercaler ou s'ajouter les espèces considérées auparavant comme des cas particuliers du fait de la méconnaissance du nombre de leurs constituants péniculiens.

Espèces \ Structures ciliaires	I	II	III
Frontonia atra	6	6	6
Frontonia leucas	6	5	(5-4)
Frontonia depressa (= parvula)	5	5	3
Disematostoma tetraedrica	3	4	(4-5)
Disematostoma invallatum	4	4	4
Disematostoma colpidioïdes	4	4	3
Stokesia vernalis Roque (1961) Dragesco (1966)	(3-4)	(3-4)	(4-6)
Neobursaridium gigas Dragesco et Tuffrau (1967) Nilsson (1969)	4	4	4
Paramecium caudatum	4	4	4
Paramecium aurelia	4	4	4
Faurella thermalis	4	4	(3-4)
Urocentrum turbo	3	3	3
Turaniella vitrea	(6-8)	4	4

Tableau n° 4 - Répartition du nombre de rangées ciliaires contenues dans les trois premières structures ciliaires de la cavité buccale de quelques Hyménostomes Péniculiens.

1. Répartition du nombre des cinéties.

a/ Espèces du genre Frontonia :

Frontonia leucas
Frontonia depressa (= parvula)
Frontonia atra.

Le premier groupe classé en tête de notre tableau est composé successivement de Frontonia atra, Frontonia leucas et Frontonia depressa (parvula) appartenant toutes à la famille des Frontoniidae (KAHL 1926) conservée par Roque (1961 a).

Chez la première : Frontonia atra, les trois peniculus ont un nombre égal de rangées (6), la "formule péniculienne" est (6. 6. 6.). Cette formule a toujours été retrouvée chez cette espèce sans variation quelle que soit la provenance de nos souches.

Chez la seconde : Frontonia leucas, la composition des trois peniculus est inégale. Le premier peniculus a 6 rangées, le second 5 et le troisième présente selon les souches (Randan, Besse, Varennes-sur-Morges en particulier), des variations qui nous donnent tantôt 4 rangées, tantôt 5. La formule de Frontonia leucas peut s'écrire : (6. 5. (5-4)).

Chez Frontonia depressa (= parvula) (Pl. IX et X), le nombre de rangées de chaque peniculus diminue sensiblement par rapport aux précédentes. Le premier ne contient plus que 5 rangées, le second 5 aussi et le troisième 3. La formule de Frontonia depressa (= parvula) s'écrit (5. 5. 3.).

Ces différentes espèces de Frontonia représentent un groupe d'individus dont les peniculus sont constitués par un nombre important de rangées ciliaires.

b/ Espèces du genre Disematostoma :

Disematostoma tetraedrica
Disematostoma invallatum
Disematostoma colpidioïdes.

Le second groupe englobe trois espèces de Disematostoma : Disematostoma tetraedrica, Disematostoma invallatum et Disematostoma colpidioïdes. Comme les précédentes espèces, elles appartiennent à la famille des Frontoniidae (ROQUE 1961 a).

Chez ces trois espèces apparaît une similitude dans la composition du second peniculus. Celui-ci renferme quatre rangées dans les trois espèces considérées. Par contre, des variations importantes par rapport aux espèces du genre Frontonia sont décelées dans la composition du premier et troisième peniculus.

Le premier peniculus de Disematostoma tetraedrica a trois rangées, celui de Disematostoma invallatum et de Disematostoma colpidioïdes quatre. Il en est de même pour le troisième peniculus de Disematostoma colpidioïdes mais par contre, ce même peniculus varie dans sa composition chez les deux autres espèces. On dénombre trois cinéties chez Disematostoma invallatum et selon le lieu de récolte des souches utilisées, quatre ou cinq chez Disematostoma tetraedrica.

Les différentes formules de ces trois espèces peuvent s'écrire : (3.4. (4-5)) pour Disematostoma tetraedrica, (4.4.4.) pour Disematostoma invallatum et (4.4.3.) pour Disematostoma colpidioïdes.

Entre les espèces du genre Frontonia et celles du genre Disematostoma, les différences sont donc bien marquées pour les P1 et P3. On constate que la réduction du nombre de rangées chez Disematostoma par rapport à Frontonia porte sur les trois peniculus avec une constante (4) pour le P2.

Ainsi à l'intérieur de la famille des Frontoniidae, deux groupes se distinguent : les Frontonia et les Disematostoma, qui justifient pleinement la distinction générique.

c/ Espèces des genres Paramecium et Faurella.

A ces deux groupes succède un troisième qui réunit les espèces ayant toujours trois peniculus, mais dont l'un d'eux a des rangées ciliaires dissociées et correspond au quadrulus. Ce groupe est essentiellement composé par les espèces du genre Paramecium. Les deux espèces, sur lesquelles nous avons effectué ces contrôles présentent trois structures ciliaires rigoureusement égales quant au nombre de rangées ciliaires qui les composent.

Paramecium aurelia et Paramecium caudatum ont toutes deux pour formule (4.4.4.).

La réduction du nombre de cinéties composant les peniculus s'accentue depuis les Frontonia. On arrive avec les Paramécies à une stabilisation de leur nombre qui se retrouve chez la plupart des espèces du genre Paramecium bien que certaines espèces africaines décrites par Dragesco (1970) présentent quelques aberrations dans le quadrulus tout en conservant le schéma général du genre.

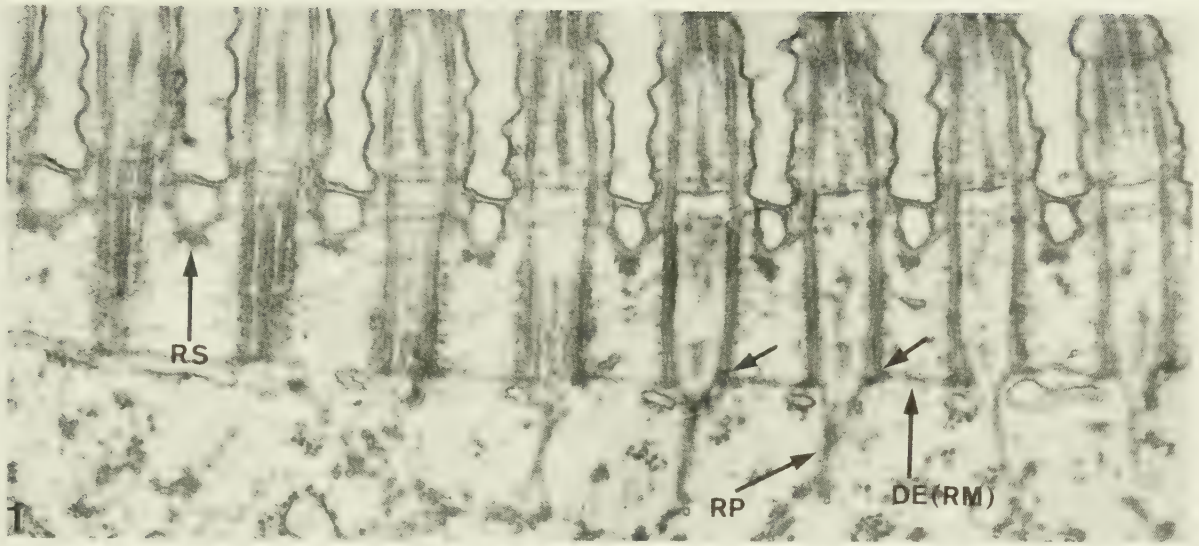
Il faut incorporer à ce groupe un nouveau genre décrit par Roque (1966) : Faurella thermalis, Infusoire très fragile, se rencontrant dans un milieu particulier : celui de certaines sources thermales du bassin de l'Allier en Auvergne, et très délicat à conserver hors de ce milieu. Selon Roque 1966, l'originalité de ce Cilié réside notamment dans l'inversion de constitution qui existe entre le second et le troisième peniculus. Ce dernier qui, normalement est le quadrulus des Paramécies est ici tout à fait normal et c'est le second peniculus qui dissocierait ses rangées ciliaires et deviendrait ainsi le quadrulus. Les difficultés rencontrées pour cultiver ce Cilié ne nous ont pas permis d'effectuer des observations approfondies et répétées, cependant nous avons été assez surpris, en obtenant des images (Didier 1968) qui ne correspondent pas à la description qui était faite par Roque (1966). Faurella thermalis présente dans ses ultrastructures une très grande similitude avec les Paramécies (en particulier Paramecium aurelia), mais la position du quadrulus (le second ou le troisième peniculus) n'était pas nette et le nombre de cinéties ne concorde pas avec celui donné par Roque. La formule que nous pouvons donner ici est de (4.4. (3-4)) au lieu de (4.4.2.). Néanmoins, l'étude des systèmes fibrillaires que nous aborderons plus loin, montre une différence avec ceux des Paramécies déjà connues et plus particulièrement en ce qui concerne les fibres en relation avec les peniculus. Une étude détaillée sur de nombreux clones devrait être entreprise pour résoudre le problème posé par la ciliature buccale de ce nouveau genre dont d'autres critères morphologiques peuvent justifier jusqu'à présent la création.

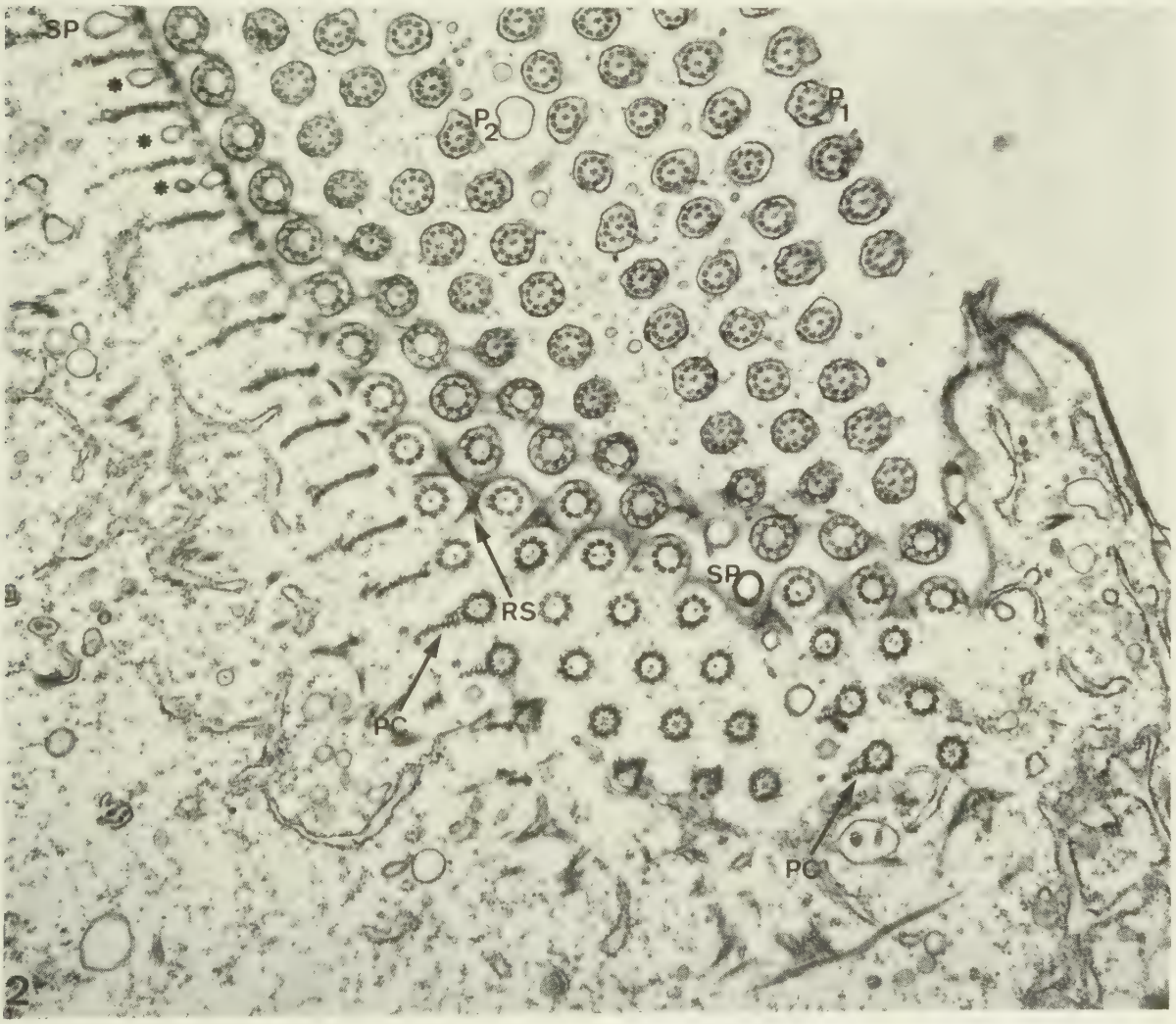
PLANCHE VIII.

Fig. 1 - Disematostoma colpidioïdes.
(X 42 000).
Coupe longitudinale dans le peniculus. On remarque successivement de l'extérieur vers l'intérieur de la cellule :

- le cortex normalement constitué et ses alvéoles en forme de triangle,
- au sommet de ces alvéoles : des amas d'un matériau très dense aux électrons placé à une égale distance des cinétosomes qu'il encadre. Ce matériau représente des sections transversales du réseau superficiel (flèche RS),
- dans la partie proximale des cinétosomes, on note la présence du corps central et des épaississements triangulaires (flèches) qui forment un manchon autour des tubules périphériques. Accolées à ces épaississements, reliant deux cinétosomes successifs, on observe de très fines desmoses microfibrillaires (DE (RM)) qui constituent ce que nous avons appelé le réseau moyen,
- sous la base des cinétosomes, apparaît le réseau profond (RP) qui prend naissance sur les triplets et s'enfoncent en dessinant un V dans le cytoplasme avant de former un fin cordon microfibrillaire.

Fig. 2 - Disematostoma colpidioïdes.
(X 18 000).
Coupe tangentielle oblique dans la région des peniculus. On distingue successivement le premier (P1) et le second peniculus (P2) chacun à 4 cinéties. Dans le cytoplasme, on remarque un faible intervalle séparant le P1 du P2, occupé par une série de sacs parasomaux (SP) qui ne se retrouvent pas entre les cinéties à l'intérieur des peniculus. Dans chaque peniculus, une seule cinétie (la plus à droite) est constituée de cinétosomes associés à des fibres postciliaires (PC). Elle est bordée par un matériau microfibrillaire qui formera le réseau superficiel (RS). Dans le deuxième peniculus (P2), on remarque la position des sacs parasomaux dans les intervalles délimités par des rangées de fibres postciliaires de deux cinétosomes successifs (SP. *). Dans la région superficielle intéressée par la coupe, on observe le réseau superficiel (RS) qui entoure les cinétosomes sans entrer en contact avec eux, et dessine des figures géométriques.


RS
RP
DE(RM)
1


SP
P2
P1
SP
RS
PC
PC
2

Le groupe constitué par les Paramécies et Faurella thermalis succède à ceux des Frontoniidae. L'amorce d'une normalisation dans le nombre des rangées des peniculus qui apparaissait chez les Disematostoma, semble être réalisée ici, en particulier sur le second peniculus constant dans sa composition depuis Disematostoma tetraedrica, malgré quelques aberrations constatées sur le quadrulus de quelques individus.

d/ Les cas particuliers :

Stokesia vernalis et Neobursaridium gigas.

Il nous paraît intéressant de nous reporter aux observations de Roque (1961 a) et de Dragesco (1966) concernant Stokesia vernalis et à celles de Dragesco et Tuffrau (1967) et de Nilsson (1969) réalisées sur Neobursaridium gigas. Le genre Stokesia a été créé par Wenrich (1929), le genre Neobursaridium par Balech (1941). Les deux genres possèdent à côté des deux premiers peniculus une troisième structure ciliaire dont les rangées sont plus écartées.

D'après Roque (1961 a) et Dragesco (1966), les deux premiers peniculus de Stokesia vernalis ont trois ou quatre rangées ciliaires très serrées et le troisième quatre à six rangées irrégulières. En attendant de contrôler cette composition, on peut écrire ainsi sa formule ((3-4) (3-4) (4-6)). Chez Neobursaridium gigas, les images de Nilsson (1969) nous permettent de dénombrer quatre rangées aux deux premiers peniculus et quatre autres pour la troisième structure. Dans cette dernière, les rangées sont sensiblement plus écartées que dans le P1 et P2 et Dragesco et Tuffrau (1967) ainsi que Nilsson (1970) l'assimilent à un quadrulus. La formule de Neobursaridium gigas s'écrit (4-4-4).

Dans notre tableau, nous intercalerons ces deux Ciliés entre les groupes constitués, d'une part, par les Frontoniidae et, d'autre part, les Parameciidae, en nous basant sur la répartition des rangées dans les différents peniculus et sur l'apparition d'une dissociation des rangées du troisième pour former un quadrulus.

Ces deux Ciliés occupent ici une place intermédiaire entre les Frontoniidae et les Parameciidae (position déjà signalée par Roque pour Stokesia 1961 a).

Malgré les variations constatées par les auteurs chez Stokesia, l'écart enregistré dans la constitution des deux premiers peniculus de ce dernier et ceux des Disematostoma est très faible. Seul le troisième peniculus "forme de passage au quadrulus" (Roque 1961 a) présente un nombre de rangées rappelant celui de certaines espèces du genre Frontonia. Par contre, Neobursaridium gigas possède trois structures ciliaires identiques en nombre, comme les Paramécies qui lui font suite dans notre classement. Comme l'ont admis Dragesco et Tuffrau (1967), ces deux Ciliés très proches l'un de l'autre, mais différents par d'autres détails morphologiques des deux grands groupes déjà cités, renforcent l'hypothèse d'une régulation du nombre des rangées ciliaires dans les peniculus qui apparaît déjà avec les espèces du genre Disematostoma. Cette régulation paraît se réaliser surtout sur le second peniculus dont les quatre rangées se retrouvent jusque chez les Paramécies.

Nous ajouterons à notre classement deux autres Ciliés : Urocentrum turbo et Turaniella vitrea qui représentent, l'un par son évolution (Roque 1961 a) et l'autre par sa position discutée, d'autres cas particuliers.

e/ Autres cas particuliers :

Urocentrum turbo (Pl. XI et XII) et Turaniella vitrea (Pl. XIV).

Si jusqu'à présent, les observations en microscopie photonique ont été confirmées ou précisées par la microscopie électronique, le problème de la composition des structures ciliaires buccales de ces deux espèces est resté longtemps sans solution.

α/ Cas d'Urocentrum turbo.

Après les observations de Roque (1961 a) sur Urocentrum turbo, on en était réduit à deux hypothèses. Ou on attribuait au premier peniculus la valeur de deux peniculus, le second devenant ainsi le troisième ou bien, on supposait une évolution de la troisième structure ciliaire buccale qui régressait ne laissant subsister dans ce cas que deux peniculus au lieu de trois.

A ce moment déjà, de Puytorac, en 1961, puis en 1967, après avoir étudié de nouveau ce Cilié en microscopie électronique, pensait qu'il possédait bien trois peniculus conformément au type péniculien classique. Nous avons repris ensemble l'étude d'Urocentrum turbo (Didier et de Puytorac 1968) et nous avons confirmé l'existence de 3 peniculus (Pl. XI; Pl. XII, fig. 1 et 2) bien individualisés, un premier dorsal antérieur, un second dorsal et un troisième ventral.

Le champ ciliaire gauche d'Urocentrum turbo est donc en réalité formé par la juxtaposition de deux peniculus très longs (le premier et le second) et d'un troisième beaucoup plus court. Chacune de ces structures ciliaires comporte trois rangées de cinétosomes. La formule d'Urocentrum turbo est donc (3-3-3). Il y a égalité du nombre de rangées dans chaque peniculus, avec une unité de moins que dans les cas précédents.

β/ Cas de Turaniella vitrea (Pl. XIV).

La ciliature buccale de Turaniella vitrea consiste en "une pseudo-membrane ondulante" formée de deux peniculus accolés et d'un quadrulus très étalé sur le fond du péristome (Iftode et Versavel 1968; Iftode, Versavel et Didier 1969). Ces deux peniculus très proches l'un de l'autre ont une direction antéro-postérieure. Les observations au microscope électronique nous ont permis (Didier, Iftode et Versavel 1970) d'effectuer un décompte des rangées ciliaires de chacun de ces peniculus.

La "pseudo-membrane ondulante" est bien, conformément aux données de la microscopie photonique, formée de deux peniculus, le premier à 6 ou 8 rangées, le second à quatre rangées ainsi que le quadrulus. Sur de nombreux échantillons provenant du même lieu de récolte (Gif-sur-Yvette), le premier peniculus comportait toujours un nombre de rangées variant de 6 à 8. Par contre, nous avons noté que la composition du second peniculus est constante, ainsi que celle du quadrulus. Ces observations en microscopie électronique nous permettent d'établir ainsi la formule de Turaniella vitrea ((6-8). 4. 4.).

2. Conclusions.

Ces observations, portant aussi bien sur des espèces très connues que sur des individus à position systématique jusqu'alors mal définie, nous ont permis de comparer le nombre de rangées ciliaires qui entrent dans la composition des peniculus ou du quadrulus.

Ces observations confirment dans leur ensemble et de façon précise les décomptes qui ont pu être réalisés par de nombreux auteurs en microscopie photonique et nous renseignent sur des cas dont l'étude s'était montrée difficile. Le classement que nous avons établi reflète la hiérarchie des familles qui composent le sous-ordre des Péniculiens telle que l'avait établie Roque (1961 a). Il est intéressant de remarquer que le groupe formé par les espèces du genre Frontonia présente un développement important des rangées ciliaires qui composent leurs peniculus et qu'à partir du second groupe renfermant les espèces du genre Disematostoma, une réduction du nombre des rangées est annexée à une nette tendance à la stabilisation jusqu'à Urocentrum turbo. Cette tendance à présenter dans leurs rangées ciliaires un nombre de cinéties sensiblement constant, décelée dans des genres appartenant à des familles différentes, se remarque surtout sur le second peniculus. Quelques exceptions sont à souligner telles Stokesia vernalis et Urocentrum turbo considérés il est vrai, l'un comme une forme de transition et l'autre comme une forme très évoluée (Roque 1961 a).

Le cas ambigu de Turaniella vitrea, dont seule la première structure buccale paraît hypertrophiée, se rapproche de celui des Frontonia. De plus, la controverse entamée autour de Lembadion (Tuffrau 1963, de Puytorac 1967) confirme chez certaines espèces, ce caractère hypertrophié du peniculus.

En se basant uniquement sur le nombre de rangées ciliaires incluses dans un peniculus, on se rend compte que ce caractère est sujet à de nombreuses variations mais qu'il est logique d'admettre qu'un peniculus possède au moins trois cinéties le plus souvent quatre. Ce schéma général n'exclut pas la possibilité d'un développement anormal du peniculus chez certaines espèces de Péniculiens (6 chez Frontonia, 8 chez Turaniella par exemple).

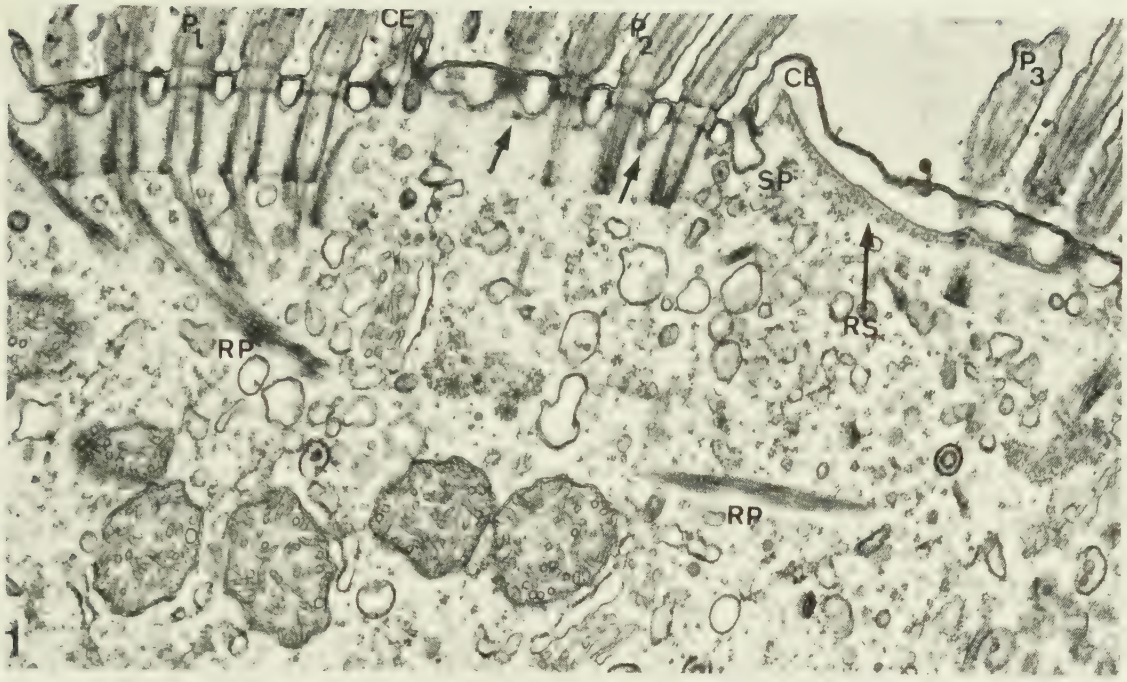
Ces constatations s'opposent aux considérations générales faites à propos des membranelles des Tetrahymena, qui, le plus souvent, sont formées par des alignements de cinétosomes en rangées plus ou moins régulières au nombre de deux ou trois.

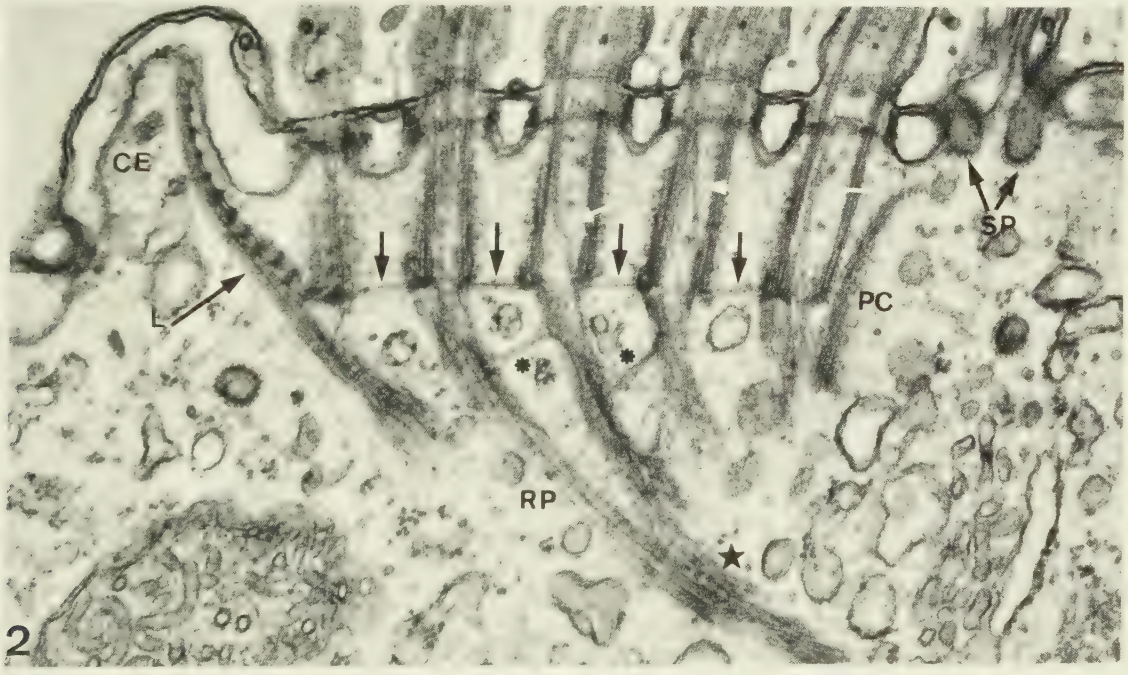
Pour tenter de discerner les différences entre ces deux structures, membranelles, d'une part, et peniculus, d'autre part, un critère tel que le décompte des rangées ciliaires qu'ils renferment ne peut être envisagé uniquement, et ne peut donc pas servir, seul, à différencier les Péniculiens des Tétrahyméniens.

PLANCHE IX.

Fig. 1 - Frontonia depressa (= parvula).
(X 27 000).
Coupe longitudinale dans le champ péniculien. On observe successivement les trois peniculus (P1, P2, P3) constitués de 5 cinéties pour le P1 et le P2, de 3 seulement pour le P3. Il faut remarquer le réseau superficiel comparable tant dans sa position que dans sa nature à celui de la Planche VIII (flèche (RS)) qui se prolonge dans l'intervalle situé entre le second et le troisième peniculus (RS). On distingue un volumineux sac parasomal (SP) qui limite le second peniculus ainsi que des tractus microfibrillaires reliés aux cinétosomes du P1 qui se réunissent pour former le réseau profond (RP). Remarquer aussi les crêtes ectoplasmiques (CE) entre P1 et P2 et à la suite du P2.

Fig. 2 - Frontonia depressa (= parvula).
(X 36 000).
Section longitudinale du premier peniculus. On distingue en avant de la première des cinq cinéties, une crête ectoplasmique (CE) recouverte par une importante vacuole de la couche alvéolaire. On constate aussi que cette crête est renforcée par une lame (L) microfibrillaire, présentant un agencement périodique du matériau qui la compose. Cette lame se rattache à la périphérie de la région proximale des cinétosomes de la première cinétie du premier peniculus. Entre les cinéties de ce dernier, on remarque les desmoses du réseau moyen (flèches), fixées aux épaississements de la base des cinétosomes, qu'elles relient entre eux. Comme dans la planche précédente, des tractus fibrillaires s'appuyant sur la périphérie du cylindre cinétosomien, s'enfoncent dans le cytoplasme pour se réunir et donner le réseau profond (RP). Entre chaque tractus, il y a lieu de signaler de nombreuses connections de même nature (*). A noter aussi qu'il est possible de distinguer à l'intérieur même des cinétosomes des fibres qui vont traverser le cylindre cinétosomien et se mêler aux tractus microfibrillaires (flèche blanche). Le dernier cinétosome sur la droite appartient à la cinétie externe du peniculus (la plus à droite) et possède des fibres postciliaires (PC). A côté, on remarque encore une crête ectoplasmique bordée de chaque côté par deux volumineux sacs parasomaux (SP).


P1
CE
P2
CE
P3
SP
RS
RP
RP
1


CE
SP
PC
RP
2

B - LES LIMITES DES PENICULUS.

Lorsque nous avons étudié les peniculus d'Urocentrum turbo, nous avons, contrairement aux auteurs précédents, établi l'existence de trois peniculus bien différenciés. Pour cela, il nous a fallu, non seulement compter les rangées ciliaires, mais reconnaître et séparer de façon certaine les différents peniculus. Les éléments permettant cette identification des peniculus sont, non seulement le mode d'association des cinétosomes des différentes rangées, mais aussi et surtout des structures "superficielles", à savoir des crêtes ectoplasmiques d'une part, les sacs parasomaux d'autre part, qui peuvent matérialiser les limites de chaque peniculus.

Les imprégnations argentiques permettent le plus souvent de reconnaître les peniculus successifs grâce aux intervalles interpéniculiens plus ou moins importants, ou grâce à la présence, entre deux peniculus successifs, d'une ligne de granules argyrophiles (cette ligne représente des sacs parasomaux). Mais chez Urocentrum turbo, ni l'un ni l'autre de ces éléments ne peut être nettement décelé en microscopie photonique au sein du "premier peniculus".

Il fallait donc recourir à la microscopie électronique pour essayer de reconnaître si les crêtes et intervalles péniculiens et si les lignes interpéniculiennes de sacs parasomaux représentent des limites superficielles constantes des peniculus, et si elles existent même dans les cas où elles ne sont pas visibles en microscopie photonique. Si elles existent toujours, elles représenteront un critère suffisant pour délimiter les peniculus; sinon, il nous faudra trouver d'autres constantes.

1. Les crêtes ectoplasmiques et les espaces interpéniculiens.

a/ Dans le genre Frontonia.

D'une manière générale, la paroi gauche de la cavité buccale, qui porte les trois peniculus, forme avec la paroi droite et le plancher buccal un angle de 100 à 110°, cette paroi gauche est un champ péniculien, dans lequel on reconnaît toujours aisément le troisième peniculus (P3), alors qu'il est parfois difficile de séparer le premier et le second (P1 et P2) assez proches l'un de l'autre et quelquefois même "coalescents" (Dragesco 1970).

Dans ce champ péniculien, les coupes ultrafines permettent de reconnaître :

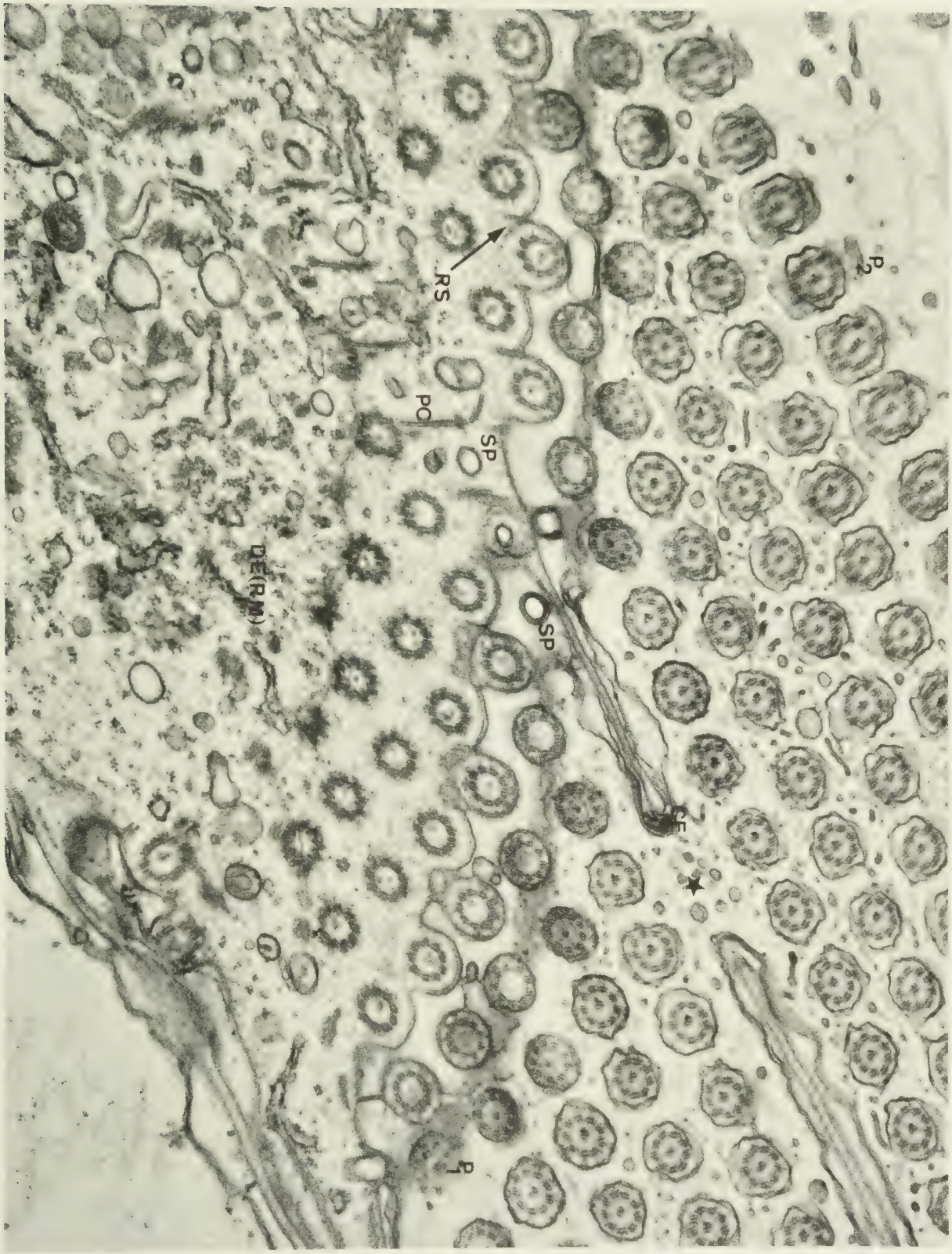
- à la gauche du P1 : une crête ectoplasmique (Pl. IX, fig. 1 et 2), à base élargie (500 mμ) de hauteur moyenne de 550 mμ, qui sépare le cortex somatique gauche de la cavité buccale proprement dite. Cette limite somato-buccale est renforcée chez Frontonia leucas par une série de trichocystes (Small, communication personnelle) et chez Frontonia depressa (= parvula) par une strate fibrillaire issue des cinétosomes de la rangée la plus externe du P1 (Pl. IX, fig. 2); cette strate microfibrillaire montre une alternance de zones claires et de bandes sombres, épaisses, de matériel dense (période 400 Å); elle est en relation avec d'autres systèmes fibrillaires d'origine plus profonde dont nous reparlerons plus loin.

Le matériel cytoplasmique de la crête est surmonté par un important alvéole entouré d'une membrane unitaire et placé immédiatement sous la membrane cellulaire.

PLANCHE X.

Frontonia depressa (= parvula).
(X 30 000).

Coupe tangentielle oblique des premier et second peniculus (P1, P2). On observe une crête ectoplasmique (CE) flanquée des séries de sacs parasomaux (SP) entre le P1 et P2. Cette crête est bien un soulèvement du cortex qui peut même être interrompu par endroit (*). Aucun sac parasomal n'est visible entre les cinéties des peniculus, mais on retrouve comme précédemment les fibres postciliaires (PC) de la cinétie externe (la plus à droite) et les desmoses (DE (RM)) du réseau moyen. Comme pour Disematostoma colpidioïdes, le réseau superficiel (RS) entoure les cinétosomes en surface sans entrer en contact avec eux.


RS
PO
SP
SP
DE(RM)
CE
P2
P1

- Le premier peniculus (P1) formé, selon les espèces, de 6 ou 5 rangées longitudinales de cils; la membrane cellulaire recouvre les cils et précède les alvéoles sous-jacents, triangulaires, équivalents de ceux de la crête gauche mais plus petits (base : 140 à 150 mμ, hauteur : 180 mμ).

- Entre le premier (P1) et le second peniculus (P2); une crête ectoplasmique à base étroite (110 mμ) et de 500 mμ de hauteur, dans laquelle on retrouve également d'importants alvéoles comparables à ceux de la première crête. La base de cette crête est limitée de chaque côté par une rangée de sacs parasomaux (Pl. IX, fig. 2).

- Le second peniculus (P2) : composé selon les espèces considérées, de 6 ou 5 rangées longitudinales de cils, avec des alvéoles triangulaires sous-membranaires entre les cils (même aspect que pour le P1).

- Entre le second (P2) et le troisième peniculus (P3), un espace large débute par une crête près du second peniculus (P2) et se poursuit en s'aplatissant vers le troisième peniculus (P3); là encore, les alvéoles sous-membranaires sont très développés. Ainsi, le P3 est toujours reconnaissable puisqu'assez éloigné du P2 au moins dans son tiers postérieur (Roque 1961 a). Notons aussi une ligne de sacs parasomaux immédiatement à la droite du P2 (Pl. IX, fig. 1).

- A la suite du troisième peniculus, on trouve seulement une ligne de sacs parasomaux sans aucune crête ectoplasmique différenciée (Pl. XVI, fig. 1).

En résumé, chez les Frontonia, les trois peniculus se reconnaissent et sont séparés par des crêtes ectoplasmiques selon le schéma suivant : crête - P1 - crête - P2 - crête aplatie - P3.

Ce type de séparation existe-t-il chez d'autres Péniculiens ?

b/ Existence des crêtes ectoplasmiques chez les autres espèces de Péniculiens.

Parmi les espèces que nous avons étudiées, il faut distinguer celles dont la paroi gauche de la cavité buccale est occupée par une succession de trois peniculus et celles où on rencontre deux peniculus suivis d'un quadrulus.

α / Les Disematostoma et Urocentrum turbo (Pl. VIII, fig. 2 et Pl. XII, fig. 1 et 2) ne présentent aucune structure semblable aux crêtes des Frontonia entre leur peniculus. Les deux premiers (P1 et P2) sont très rapprochés, seul le troisième (P3) est séparé des précédents. Chez les Disematostoma, c'est un espace assez restreint néanmoins qui s'intercale entre le P3 et le (P1 et P2), tandis que chez Urocentrum turbo l'espace entre le (P1 et P2) et le P3 est plus important et permet de distinguer au premier abord celui-ci, d'autant plus qu'il est logé sur une proéminence de la paroi buccale gauche (Pl. XII, fig. 1 et 2).

β/ Chez les Paramécies, Faurella, Turaniella vitrea auxquels nous pouvons adjoindre Neobursaridium gigas, la séparation entre peniculus et quadrulus peut se comparer à celle des Disematostoma.

En résumé, le troisième peniculus ou le quadrulus peuvent toujours être distingués des peniculus précédents. La séparation peut se faire grâce à un espace suffisamment grand entre les deux premiers et le troisième peniculus, par contre, entre les deux premiers (excepté le cas des Frontonia, où existent des crêtes ectoplasmiques bien développées) il est très difficile de tracer la séparation. La présence de crêtes ou d'espace ne peut donc pas jouer ici le rôle d'un critère important pour individualiser ou reconnaître les trois premiers constituants de la ciliature buccale des Péniculiens. C'est un caractère qui se limite au genre Frontonia; il a donc une valeur surtout générique.

Il nous faut donc faire appel à un deuxième élément superficiel pour essayer de trouver un meilleur critère pour limiter l'étendue d'un peniculus.

2. La répartition des sacs parasomaux.

L'observation de nombreuses coupes perpendiculaires ou tangentielles à la surface de la zone buccale occupée par les peniculus révèle des alignements réguliers de sacs parasomaux.

a/ Chez les espèces du genre Frontonia, les sacs parasomaux bordent de chaque côté la crête ectoplasmique séparant le premier du second peniculus. On en trouve également une rangée à la droite du second peniculus et une autre à la droite du troisième (Pl. IX, fig. 1 et 2; Pl. X), et quelquefois, de façon très irrégulière, à la droite de la crête qui précède le premier peniculus; leur diamètre interne varie entre 1200 et 1400 Å. Dans le cytoplasme sous-jacent à la couche alvéolaire, les sacs parasomaux sont prolongés par des vacuoles sensiblement de même diamètre. On observe, parfois, en profondeur dans le cytoplasme la réunion de deux vacuoles dont le diamètre est alors le double de celui d'un sac parasomal (Pl. X).

Ces sacs parasomaux sont vraisemblablement des sites de pinocytose active, comme on en trouve chez Trichodinopsis paradoxa (Noirot-Timothée 1968) et, en fait, on peut remarquer qu'ils sont souvent remplis d'une substance dense opaque aux électrons (Didier 1970 b).

Ainsi chez Frontonia, on observe la succession de crêtes (CR) et de sacs parasomaux (SP) qui s'intercalent entre les peniculus (P1, P2 et P3) de la manière suivante :

CR (+ SP) - P1 - SP + CR + SP - P2 - SP - CR (aplatie) - P3 - SP - plancher buccal.

Les lignes de sacs parasomaux peuvent donc être considérées comme des limites superficielles des peniculus, et la ligne située à droite du troisième peniculus (P3) marque la limite entre le champ péniculien et le plancher buccal.

b/ Chez les Disematostoma (D. colpidioïdes, D. invallatum, D. tetraedrica), ils marquent le territoire occupé par les trois peniculus et séparent ces derniers. Ils se présentent sous la forme de rangées régulières et leur diamètre interne est de 1500 à 1700 Å environ (Pl. VIII, fig. 2).

En utilisant le même type de formule employé pour les Frontonia, la succession des sacs parasomaux et des peniculus peut s'écrire ainsi dans ce cas :

SP - P1 - SP - P2 - SP - espace - P3 - SP - plancher buccal.

c/ Chez les Paramécies, leur position est facilement repérable entre le premier et le second peniculus ainsi qu'à la droite du premier peniculus (Schneider 1964 a; Jurand et Selman 1969). Il est plus délicat d'observer la ligne de sacs parasomaux, à la gauche du second peniculus. Bien que certains auteurs (Jurand et Selman 1969) mentionnent seulement les deux premières rangées, les images de Schneider chez Paramecium aurelia (p. 206, fig. 9 a) montrent bien l'existence de sacs parasomaux sur le côté gauche du second peniculus; ils peuvent être aussi observés sur les images de Jurand et Selman (p. 118, Pl. XVIII, fig. 1) sur des sections intéressant leur région profonde. Leur diamètre interne est ici légèrement inférieur à celui des sacs parasomaux des Disematostoma et oscille autour de 1200 Å. Chez Faurella, la disposition est semblable à celle des Paramécies (Didier 1968, Pl. I, fig. 1, 2 et 3), la seule différence étant leur diamètre interne qui est ici de 800 à 850 Å environ.

Comme pour les exemples précédents, on peut établir pour ces Ciliés la formule suivante :

SP - P1 - SP - P2 - SP - espace - "quadrulus".

d/ Deux cas très intéressants restent à étudier, ce sont ceux de Turaniella vitrea et d'Urocentrum turbo.

α / Turaniella vitrea.

Lors de l'étude du cortex de Turaniella vitrea, nous avions noté que la couche alvéolaire était interrompue près des deux premiers peniculus (Didier, Iftode et Versavel 1970). A ce niveau (Pl. XV, fig. 1 et 2), il n'existe qu'une seule membrane unitaire qui s'invagine pour constituer les sacs parasomaux. Comme dans les exemples précédents, ces derniers forment des lignes bordant chaque peniculus. Leur diamètre varie entre 1100 et 1200 Å. En-dessous de sacs parasomaux, se trouvent des rangées de vacuoles. Ainsi, chez Turaniella, la disposition correspond à la formule :

SP - P1 - SP P2 - SP - quadrulus.

Chaque peniculus est bien limité par une rangée de sacs parasomaux. Cependant, on peut aussi observer la présence de quelques sacs parasomaux isolés et dispersés anarchiquement entre les cinéties des peniculus (Pl. XIV et Pl. XV, fig. 2).

PLANCHE XI.

Urocentrum turbo.
(X 30 000).

Coupe tangentielle oblique du champ péniculien. On distingue très bien la totalité des premier et second peniculus (P1, P2) et une partie seulement du troisième (P3). On remarque ici la répartition particulière des sacs parasomaux (SP) entre chaque cinétie à l'intérieur des peniculus. Comme dans les peniculus précédents, le P1 et le P2 possèdent chacun une seule cinétie associée à des fibres postciliaires (PC) qui sont les seules structures séparant deux peniculus successifs. A ce niveau, il n'y a pas d'association "sacs parasomaux - fibres postciliaires". Dans un peniculus, les cinétosomes, dans la zone proximale, sont reliés entre eux par des desmoses beaucoup plus importantes ayant l'aspect de cordons microfibrillaires (DE (RM)) appartenant au réseau moyen. Le réseau superficiel est toujours présent dans la partie distale des cinétosomes (RS), de même que le réseau profond (RP) dont on aperçoit quelques plages seulement.

P3
RP
RS
PC
SP
RS'
P1
P2
PC
PC
PC
DE(RM)
DE(RM)
RP

β / Urocentrum turbo.

Cet Infusoire possède trois peniculus, chacun à 3 rangées ciliaires seulement. Les deux premières sont implantées sur un même niveau, la troisième plus courte (Pl. XII, fig. 1) est logée sur une petite proéminence de la paroi buccale (Didier et de Puytorac 1968). La différence de niveau entre les deux premiers peniculus et le troisième est de 0,8 μ environ. Cependant, si on retrouve toujours des lignes de sacs parasomaux dont le diamètre est ici de 600 à 700 Å, leur répartition n'est pas conforme aux types précédemment décrits. En effet, c'est seulement entre les rangées de cils de chaque peniculus qu'on les trouve, alors qu'il n'en existe que rarement (Didier et de Puytorac 1968, Pl. XI, fig. 10) à la limite entre les peniculus (Pl. XI. Visibles aussi quelquefois près du P2).

Chez Urocentrum turbo, la disposition correspond à la formule :

P1 - P2 (SP) - P3.

3. Conclusions.

Les observations des "frontières" superficielles des peniculus ont attiré notre attention sur deux types de structures : les crêtes ectoplasmiques et les rangées de sacs parasomaux. Le premier type limité aux Frontonia ne peut être retenu comme un caractère général pour l'ensemble des Péniculiens, le second par contre se retrouve chez toutes les espèces étudiées malgré les cas particuliers réalisés chez Turaniella vitrea et surtout chez Urocentrum turbo. Il faut ajouter à nos observations celles de Nilsson (1970) sur Neobursaridium gigas où la position et l'agencement des sacs parasomaux semblaient être identiques à ceux rencontrés chez les Paramécies et Faurella (Didier 1968). Cependant, si les images de Nilsson (1969, Pl. VII, fig. 22) montrent bien une séparation très nette entre le premier et le second peniculus (qui inciterait à considérer une disposition correspondant à SP - P1 - SP - P2 - PS - Q), il faut remarquer que cet auteur nous montre aussi d'autres documents où il est possible d'observer des alignements de sacs parasomaux entre les rangées ciliaires de chaque peniculus (Nilsson 1969, Pl. VII). Ce qui amène Nilsson à conclure que chaque rangée ciliaire des deux peniculus est bordée par des sacs parasomaux. Chez Lembadion lucens (de Puytorac, communication personnelle), il n'existe que deux alignements de sacs parasomaux à la droite et à la gauche des huit rangées ciliaires.

Donc deux cas particuliers : celui de Neobursaridium gigas et celui plus exceptionnel d'Urocentrum turbo, peuvent diminuer la valeur du seul critère "sacs parasomaux" comme limite individuelle de chaque peniculus.

Pour la majorité des Ciliés Péniculiens étudiés, les limites latérales des peniculus sont constituées par une ligne de sacs parasomaux. Il existe cependant deux exemples où ce critère peut être insuffisant (en particulier pour Urocentrum turbo).

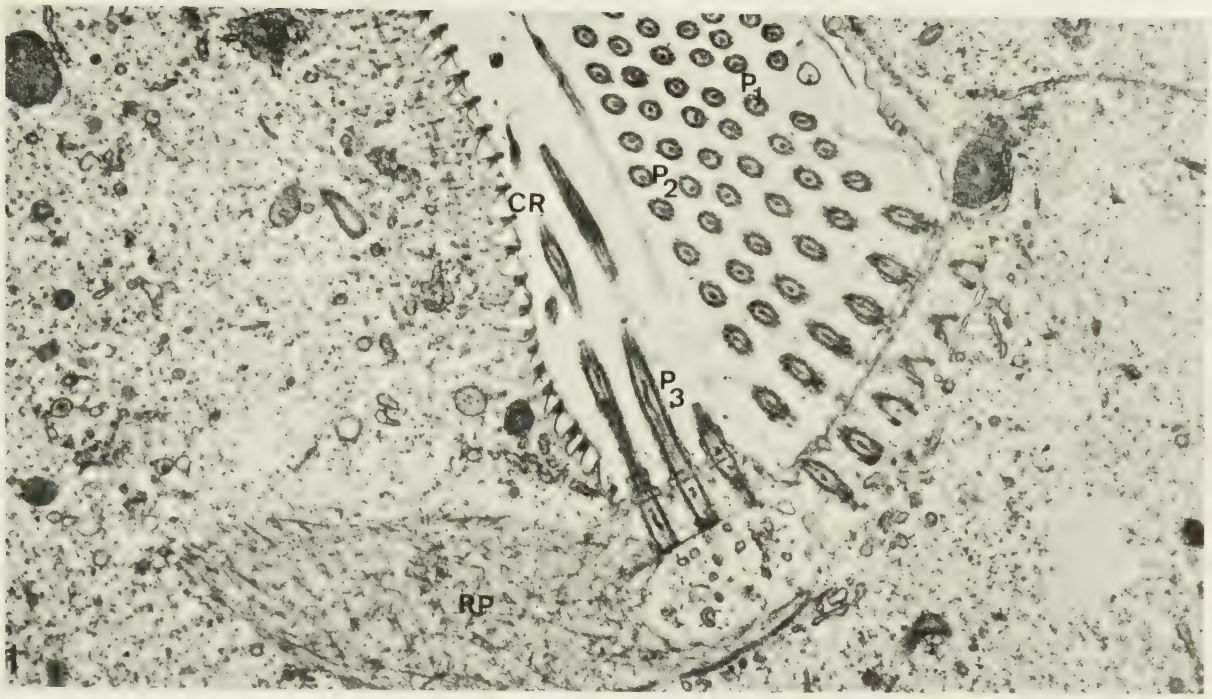
Il faut donc considérer ce critère sans toutefois lui accorder une valeur absolue. Ceci nous incite donc à trouver d'autres détails qui, soit couplés avec le précédent (ce qui renforcerait leur valeur), soit pris isolément, permettraient d'établir avec plus de précision, et d'une manière plus constante les limites des peniculus.

C'est pourquoi nous avons été amené à examiner ce qui peut, au niveau de l'infraciliature elle-même, caractériser et individualiser un peniculus, d'où l'étude des différentes formations dérivées des cinétosomes.

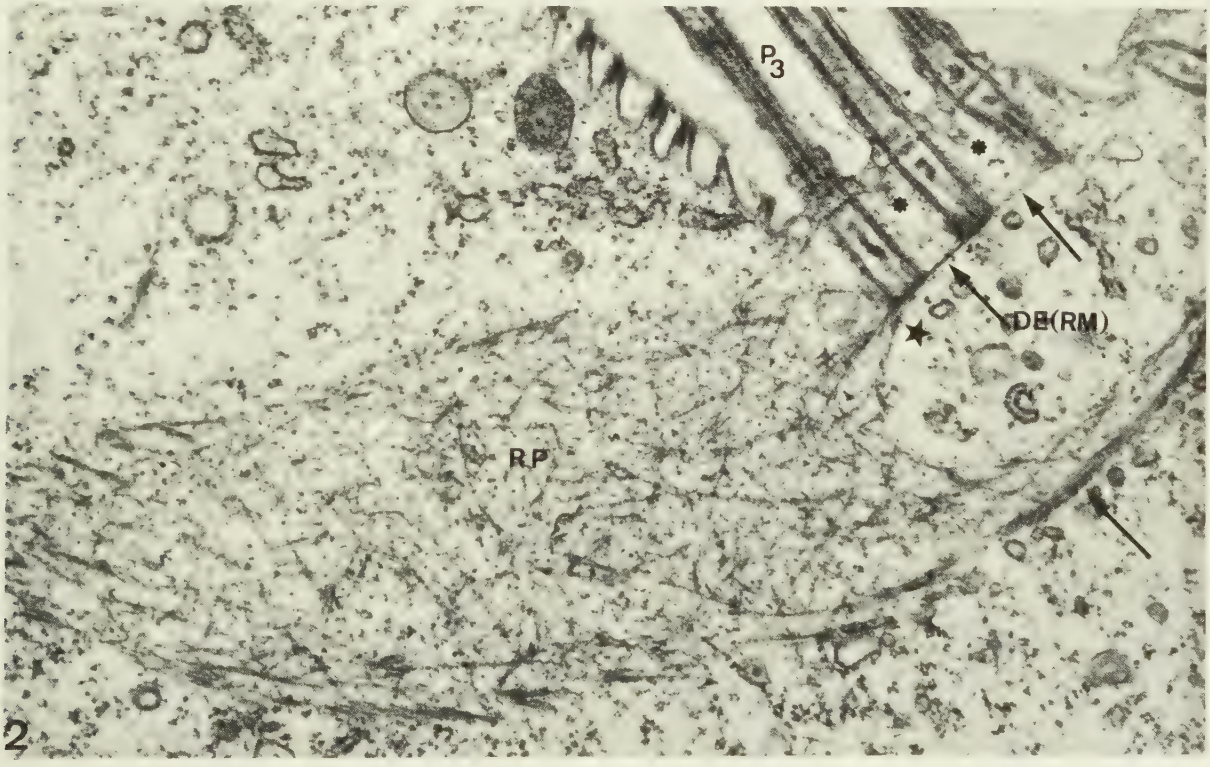
PLANCHE XII.

Fig. 1 - Urocentrum turbo.
(X 18 000).
Coupe transversale du vestibule d'Urocentrum turbo montrant la différence de niveau dans l'implantation des peniculus P1, P2 et P3. Le troisième peniculus est logé sur une proéminence cytoplasmique tout près des crêtes argyrophiles (CR). Près du troisième peniculus, on distingue l'important réseau profond (RP) qui accomplit un mouvement tournant avant de se prolonger sous les crêtes.

Fig. 2 - Urocentrum turbo.
(X 30 000).
Coupe longitudinale intéressant le troisième peniculus (P3) montrant les desmoses du réseau moyen très fines ici (DE (RM)) et le réseau superficiel (*) sous la couche alvéolaire. On rencontre sous les cinétosomes un grand espace (zone de transition) avant de trouver le réseau profond (flèche (RP)) venant des peniculus précédents. Il faut noter le point d'attache des microfibrilles qui vont diverger en gerbes (*) à partir d'un cinétosome du P3. Ce sont ces microfibrilles qui vont rejoindre le réseau profond en se dirigeant latéralement aux cinétosomes et dont certaines remontent vers la surface. Noter la texture microfibrillaire très



1



2

C - LES DERIVES CINETOSOMIENS AU NIVEAU DES PENICULUS.

Nous considèrerons d'abord les dérivés fibrillaires ectoplasmiques classiques des cinétosomes (fibres transverses, fibres postciliaires, fibre cinétodesmale), puis toutes les formations qui assurent des liaisons entre les cinétosomes, les entourent ou sont à l'origine de systèmes fibrillaires plus profonds et particuliers aux Péniculiens.

1. LES FIBRES ECTOPLASMIQUES CLASSIQUES DES CINETOSOMES.

a/ Les fibres transverses et la fibre cinétodesmale.

Généralement, les fibres transverses tubulaires sont localisées dans le secteur antérieur gauche du cinétosome, alors que la fibre cinétodesmale à structure périodique prend son origine au niveau des triplets du secteur antérieur droit (Grain 1969). Or, nous n'avons jamais trouvé encore de telles formations près des cinétosomes du peniculus, et ceci quelle que soit l'espèce observée (Pl. X, XI, XII, XIII, XIV et XVI).

b/ Les fibres postciliaires.

Les fibres postciliaires tubulaires se reconnaissent des autres fibres car elles sont en liaison avec un triplet défini comme étant le triplet n° 9, dans le secteur postérieur droit du cinétosome.

Dans toutes les espèces étudiées où les sacs parasomaux peuvent déjà servir à limiter les peniculus, nous constatons la présence de telles fibres associées à chaque cinétosome de la rangée droite de chaque peniculus (Pl. VIII, fig. 2; Pl. IX, fig. 1 et 2; Pl. X; Pl. XI; Pl. XIV). Il en est de même pour Urocentrum turbo qui faisait exception quant à la répartition des sacs parasomaux et aussi de Neobursaridium gigas (Nilsson 1969, Pl. VIII, fig. 22; Didier et de Puytorac 1968, Pl. VI, fig. 9 et 10). Ces fibres tubulaires sont accolées à un triplet à leur origine et occupent exactement la position des fibres postciliaires dans des cinéties classiques. Il est alors permis de donner à ce triplet le n° 9 et par là-même de définir la direction de la rangée cinétosomienne droite, son côté droit et son côté gauche, ce qui nous amène également à orienter le peniculus lui-même. En observant les figures données par différents auteurs, nous avons pu retrouver ces mêmes fibres postciliaires en position identique chez Paramecium (Schneider 1964 a; Jurand et Selman 1969), Faurella (Didier 1968), Urocentrum turbo (Didier et de Puytorac 1968) et Turaniella vitrea (Didier, Iftode et Versavel 1970), et aussi chez Lembadion lucens (de Puytorac 1967).

Donc, en ce qui concerne les dérivés classiques des cinéties constituant un peniculus, il faut remarquer que dans tous les cas que nous avons étudiés et dans tous ceux dont nous possédions déjà des descriptions détaillées, aucun cinétosome n'est accompagné de sa suite complète de dérivés. Fibres transverses et fibre cinétodesmale font toujours défaut, quel que soit le cinétosome considéré à l'intérieur du peniculus. Par contre, seuls les cinétosomes de la rangée la plus à droite possèdent leurs fibres postciliaires qui se dirigent vers l'arrière de la cellule. Cette rangée peut donc, grâce à ses fibres postciliai-

res, être orientée de la même manière qu'une cinétie classique. Faisant partie d'un ensemble de rangées ciliaires dont elle est la seule à pouvoir être orientée, son orientation donnera celle de l'ensemble donc du peniculus. Ce dernier ne s'orientera pas de droite à gauche mais d'avant en arrière.

Si nous reprenons nos remarques faites à propos des sacs parasomaux, nous voyons que les fibres postciliaires et les sacs parasomaux vont de pair le long de la cinétie la plus à droite des peniculus, exception faite des peniculus d'Urocentrum turbo. Dans les cas où cette association existe, les sacs parasomaux sont situés entre deux séries de fibres postciliaires (Pl. XIII, fig. 2; Pl. X et Pl. XIV). Dans le cas contraire (Urocentrum turbo), seules les fibres postciliaires marquent les intervalles entre deux peniculus. Le critère "sacs parasomaux" qui nous avait paru insuffisant du fait de son absence chez Urocentrum turbo ou de sa présence près de chaque cinétie des peniculus de Neobursaridium gigas, est donc supplanté par un autre critère dont la présence est constante : les fibres postciliaires. Néanmoins, il faut retenir que dans la majorité des cas, ces dernières voient leur rôle de limite renforcé par la présence des rangées de sacs parasomaux qui leur sont associés. Nous avons récapitulé ces observations dans le tableau n° 5 et la figure 4.

2. LES AUTRES FORMATIONS CINETOSOMIENNES.

Les techniques d'imprégnation au protéinate d'argent ou les colorations au bleu de bromophénol mercurique ont mis en évidence l'existence de réseaux microfibrillaires très développés (Roque 1961 a; Dragesco et Tuffrau 1967; Iftode, Versavel et Didier 1970). La microscopie électronique nous a révélé trois sortes de réseaux associés aux peniculus : le premier est superficiel, le deuxième est situé au niveau de la zone proximale des cinétosomes, le troisième est sous-jacent aux cinétosomes. Nos observations sont à rapprocher de celles de Schneider (1964 a) et Jurand et Selman (1969) sur les Paramécies et de de Puytorac (1967) sur Lembadion lucens.

a/ Le réseau superficiel.

α/ Position.

Il est parallèle à la surface, localisé dans les régions distales des cinétosomes du peniculus. Les mailles de ce réseau sont régulières, géométriques, grossièrement hexagonales à allure de tractus microfibrillaires.

Chez Frontonia, Disematostoma, Paramecium (Jurand et Selman 1969), Faurella (Didier 1968) et Urocentrum, les tractus sont éloignés du cinétosome de 600 Å environ et n'ont aucune relation avec lui dans sa partie distale (Pl. VIII; Pl. IX, fig. 1; Pl. X; Pl. XI et Pl. XII). L'épaisseur des tractus est d'environ 300 à 350 Å. Ce réseau s'étend immédiatement sous la couche des alvéoles sous-membranaires qui séparent les bases des cils des peniculus; il y est accolé à la strate épiplasmique (Pl. VIII, fig. 1; Pl. IX, fig. 1).

Il s'étend également dans les espaces interpéniculiens où il est encore localisé sous les alvéoles (Pl. IX, fig. 1 et Pl. XVI, fig. 1 et 3).

Chez Lembadion (de Puytorac 1967), Paramecium (Jurand et Selman 1969), il se prolonge sous le plancher de la cavité buccale.

Chez Turaniella vitrea, seule subsiste au niveau du peniculus, la membrane cellulaire unitaire; les alvéoles ont disparu. De ce fait, le réseau superficiel se trouve sous l'épiplasme très aminci (Pl. XV, fig. 1 et 2). Il a une épaisseur de 300 à 350 Å. Il est localisé uniquement dans le premier et second peniculus. Ses mailles géométriques sont ici reliées à tous les triplets des cinétosomes par des desmoses de même nature que le matériau qui le constitue (Pl. XIV). Il se prolonge aussi sous le plancher de la cavité buccale.

Ainsi chez toutes les espèces, ce réseau superficiel se présente sous le même aspect de mailles géométriques, enserrant des cinétosomes légèrement au-dessous du niveau de la plaque terminale. Les liaisons entre les cinétosomes et le réseau sont exceptionnelles (Turaniella). Ce réseau s'étend dans les espaces interpéniculiens et même sous le plancher de la cavité buccale.

C'est également un tel réseau que les auteurs ont observé chez les Paramécies (Jurand et Selman 1969) chez Lembadion lucens (de Puytorac 1967 avec une structure un peu différente) et chez Neobursaridium gigas (Nilsson 1969). Le réseau superficiel paraît donc être une structure toujours présente et de forme constante chez les Péniculiens.

β/ Son origine.

Alors que chez Turaniella il existe des liaisons directes du réseau superficiel avec les parties distales des cinétosomes, qui n'existent pas chez les autres espèces, par contre, nous avons pu observer, chez les Frontonia (Didier 1970 b), chez Turaniella vitrea (Didier, Iftode et Versavel 1970) et chez Urocentrum turbo des relations entre le réseau superficiel et la partie proximale de certains cinétosomes du peniculus.

Les cinétosomes de la cinétie la plus à droite de chaque peniculus portent à leur extrémité proximale sur le triplet 9 des fibres postciliaires. Ils sont à ce niveau accompagnés d'un manchon de matériel dense qui longe le triplet 9 et les fibres postciliaires, s'étend avec ces dernières et donne naissance à un cordon dense, granuleux qui en remontant avec les fibres postciliaires sous la couche alvéolaire sous-membranaire (quand elle existe), rejoint les cordons homologues issus des cinétosomes précédents et contribue avec eux à la formation d'un réticulum microfibrillaire d'abord assez désorganisé placé à la droite du peniculus (Pl. XI et XIV).

Ce réticulum devenu sous-pelliculaire, il semble que le réseau superficiel à mailles régulières ait, sinon son origine, du moins des relations avec la partie proximale des cinétosomes des rangées droites du peniculus, et plus particulièrement avec le matériel dense accumulé dans cette région privilégiée qu'est la base du cinétosome. Parfois, il a également des relations avec d'autres systèmes microfibrillaires plus profonds (Didier 1969).

Tableau n° 5 - Tableau récapitulatif de la position des sacs parasomaux et des fibres postciliaires associés aux peniculus des principaux genres d'Hyménostomes Péniculiens.

P1, P2 : peniculus; Q : quadrulus; SP : sacs parasomaux; PC : fibres postciliaires.

(1) D'après Nilsson (1969), chaque cinétie des P1 et P2 est bordée par un alignement de sacs parasomaux. Il y a malgré cela association des deux critères près de la cinétie droite.

(2) Lembadion lucens (de Puytorac 1967) ne possède qu'une seule unité péniculienne à 8 cinéties, parfaitement délimitée à la fois par les sacs parasomaux et les fibres postciliaires.

(3) Chez Turaniella vitrea, sans égaler la répartition rencontrée chez Neobursaridium gigas, quelques sacs parasomaux sont disposés de façon anarchique entre les cinéties des peniculus.

(4) Urocentrum turbo présente une répartition des sacs parasomaux "inverses" des précédentes. Toutes les cinéties des peniculus ont leur cortège de sacs parasomaux sauf les plus à droite qui ne possèdent que des fibres postciliaires. (Nous signalons (SP) l'existence très irrégulière de sacs parasomaux à la droite du P2 d'Urocentrum. De même que chez Frontonia, nous signalons aussi (SP) le même fait à la droite de la première crête).

Chez Lembadion (de Puytorac 1967), Paramecium (Jurand et Selman 1969), il se prolonge sous le plancher de la cavité buccale.

Chez Turaniella vitrea, seule subsiste au niveau du peniculus, la membrane cellulaire unitaire; les alvéoles ont disparu. De ce fait, le réseau superficiel se trouve sous l'épiplasme très aminci (Pl. XV, fig. 1 et 2). Il a une épaisseur de 300 à 350 Å. Il est localisé uniquement dans le premier et second peniculus. Ses mailles géométriques sont ici reliées à tous les triplets des cinétosomes par des desmoses de même nature que le matériau qui le constitue (Pl. XIV). Il se prolonge aussi sous le plancher de la cavité buccale.

Ainsi chez toutes les espèces, ce réseau superficiel se présente sous le même aspect de mailles géométriques, enserrant des cinétosomes légèrement au-dessous du niveau de la plaque terminale. Les liaisons entre les cinétosomes et le réseau sont exceptionnelles (Turaniella). Ce réseau s'étend dans les espaces interpéniculiens et même sous le plancher de la cavité buccale.

C'est également un tel réseau que les auteurs ont observé chez les Paramécies (Jurand et Selman 1969) chez Lembadion lucens (de Puytorac 1967 avec une structure un peu différente) et chez Neobursaridium gigas (Nilsson 1969). Le réseau superficiel paraît donc être une structure toujours présente et de forme constante chez les Péniculiens.

β/ Son origine.

Alors que chez Turaniella il existe des liaisons directes du réseau superficiel avec les parties distales des cinétosomes, qui n'existent pas chez les autres espèces, par contre, nous avons pu observer, chez les Frontonia (Didier 1970 b), chez Turaniella vitrea (Didier, Iftode et Versavel 1970) et chez Urocentrum turbo des relations entre le réseau superficiel et la partie proximale de certains cinétosomes du peniculus.

Les cinétosomes de la cinétie la plus à droite de chaque peniculus portent à leur extrémité proximale sur le triplet 9 des fibres postciliaires. Ils sont à ce niveau accompagnés d'un manchon de matériel dense qui longe le triplet 9 et les fibres postciliaires, s'étend avec ces dernières et donne naissance à un cordon dense, granuleux qui en remontant avec les fibres postciliaires sous la couche alvéolaire sous-membranaire (quand elle existe), rejoint les cordons homologues issus des cinétosomes précédents et contribue avec eux à la formation d'un réticulum microfibrillaire d'abord assez désorganisé placé à la droite du peniculus (Pl. XI et XIV).

Ce réticulum devenu sous-pelliculaire, il semble que le réseau superficiel à mailles régulières ait, sinon son origine, du moins des relations avec la partie proximale des cinétosomes des rangées droites du peniculus, et plus particulièrement avec le matériel dense accumulé dans cette région privilégiée qu'est la base du cinétosome. Parfois, il a également des relations avec d'autres systèmes microfibrillaires plus profonds (Didier 1969).

Tableau n° 5 - Tableau récapitulatif de la position des sacs parasomaux et des fibres postciliaires associés aux peniculus des principaux genres d'Hyménostomes Péniculiens.

P1, P2 : peniculus; Q : quadrulus; SP : sacs parasomaux; PC : fibres postciliaires.

(1) D'après Nilsson (1969), chaque cinétie des P1 et P2 est bordée par un alignement de sacs parasomaux. Il y a malgré cela association des deux critères près de la cinétie droite.

(2) Lembadion lucens (de Puytorac 1967) ne possède qu'une seule unité péniculienne à 8 cinéties, parfaitement délimitée à la fois par les sacs parasomaux et les fibres postciliaires.

(3) Chez Turaniella vitrea, sans égaler la répartition rencontrée chez Neobursaridium gigas, quelques sacs parasomaux sont disposés de façon anarchique entre les cinéties des peniculus.

(4) Urocentrum turbo présente une répartition des sacs parasomaux "inverses" des précédentes. Toutes les cinéties des peniculus ont leur cortège de sacs parasomaux sauf les plus à droite qui ne possèdent que des fibres postciliaires. (Nous signalons (SP) l'existence très irrégulière de sacs parasomaux à la droite du P2 d'Urocentrum. De même que chez Frontonia, nous signalons aussi (SP) le même fait à la droite de la première crête).

Frontonia	crête	(SP)	P1	SP PC	crête	SP	P2	SP PC	crête aplatie	P3	SP PC
Disematostoma		SP	P1	SP PC			P2	SP PC		P3	SP PC
Paramecium Faurella		SP	P1	SP PC			P2	SP PC		Q.	
Neobursaridium (Nilsson 1969)		SP	P1 (1)	SP PC			P2 (1)	SP PC		Q.	
Lembadion (de Puytorac 1967)		SP	P (2)	SP PC							
Turaniella		SP	P1 (3)	SP PC			P2 (3)	SP PC		Q.	
Urocentrum			P1 (4)	PC			P2 (4)	(SP) PC		P3 (4)	PC

Tableau n° 5 - Tableau récapitulatif de la position des sacs parasomaux et des fibres postciliaires associés aux peniculus des principaux genres d'Hyménostomes Péniculiens.

Figure n° 4 - Représentation schématique de la répartition des cinéties, des sacs parasomaux et des fibres postciliaires dans les peniculus de quelques Hyménostomes Péniculiens.

1. Frontonia depressa (= parvula).
2. Dysematostoma colpidioïdes.
3. Urocentrum turbo.
4. Paramecium aurelia.
5. Neobursaridium gigas (Nilsson 1969).
6. Turaniella vitrea.
7. Lembadion lucens (de Puytorac 1967).

Abréviations :

CR : crête
P (1. 2. 3.) : peniculus
PC : fibres postciliaires
Q : quadrulus
SP : sac parasomal.

NB : chez Frontonia depressa (= parvula), l'existence des sacs parasomaux est très irrégulière.

FIGURE N°4

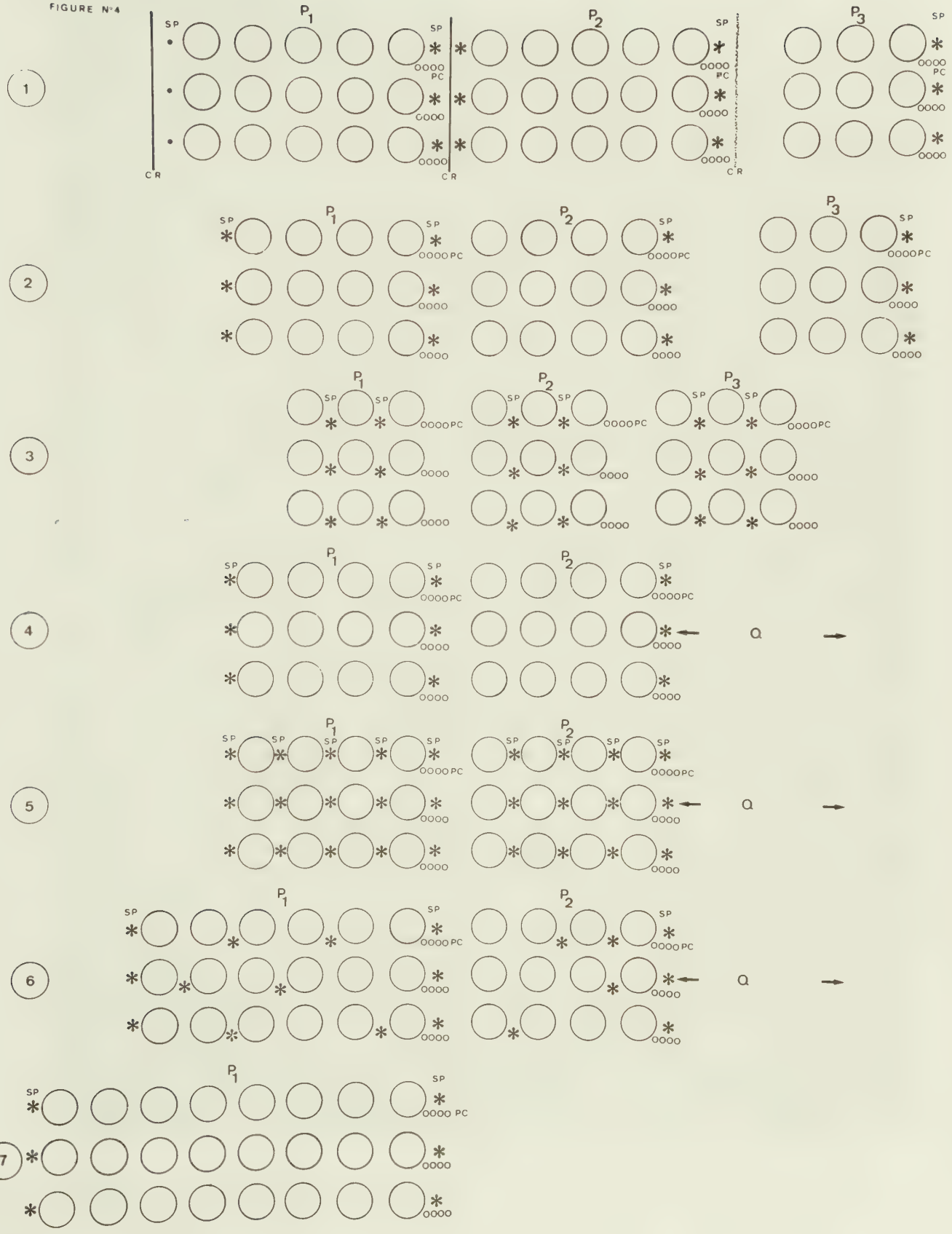
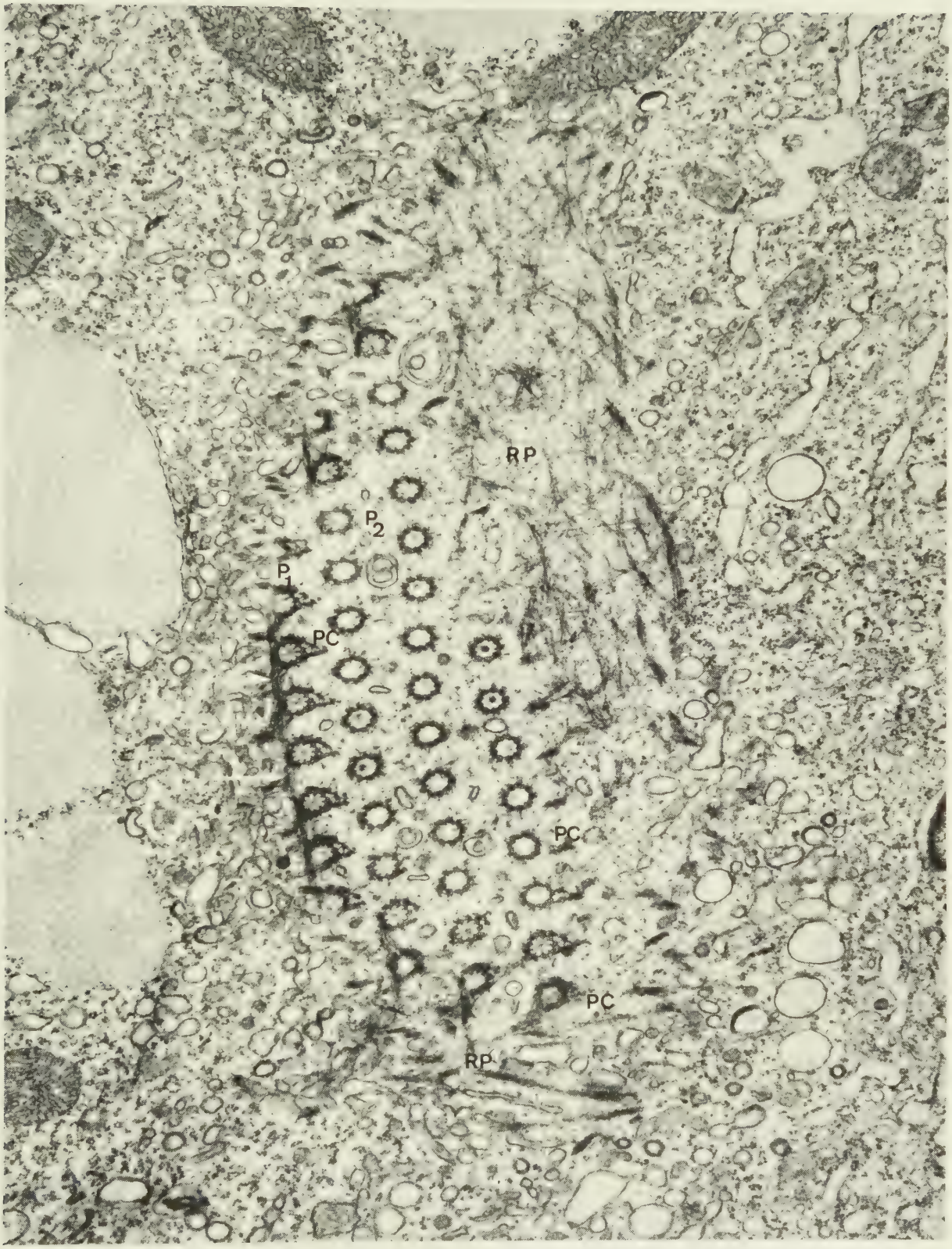


PLANCHE XIII.

Urocentrum turbo.
(X 24 000).

Coupe transversale oblique dans la zone profonde des peniculus. On ne distingue ici qu'une cinétie du premier peniculus (P1) et le second peniculus (P2). Le troisième en raison de son décalage n'est pas intéressé par le plan de coupe. On remarquera les cinéties externes dont les cinétosomes portent leurs fibres postciliaires (PC) délimitant les deux premiers peniculus (P1 et P2). On remarquera aussi les desmoses très volumineuses (DE (RM)) du réseau moyen localisées au niveau de la structure en "roue de char" de la région proximale des cinétosomes. A la droite du deuxième peniculus, se développe le réseau profond sous-jacent au P3, élaboré respectivement par les cordons fibrillaires latéraux des deux premiers peniculus.


RP
P2
P1
PC
PC
PC
RP

b/ Le réseau moyen : les liaisons intercinétosomiennes dans le peniculus

C'est un réseau, relativement discret, de microfibrilles qui relient entre eux les cinétosomes dans le peniculus; il est localisé à l'extrémité proximale des cinétosomes et marque donc ainsi, au niveau des peniculus la limite entre ectoplasme et endoplasme (Pl. VIII, fig. 1; Pl. IX, fig. 1 et 2; Pl. XII, fig. 1 et 2 et Pl. XV, fig. 1).

La distance entre le réseau superficiel et le réseau profond moyen correspond sensiblement à la hauteur des cinétosomes de leur base à la plaque terminale. Elle est de 0,4 à 0,5 μ chez les Frontonia, de 0,3 à 0,4 μ chez les Disematostoma et 0,6 μ chez Urocentrum turbo et Turaniella vitrea.

Le territoire limité en surface par le réseau superficiel et en profondeur par le réseau moyen (c'est-à-dire l'ectoplasme) est une zone cytoplasmique très pauvre en ribosomes, dépourvue de mitochondries; on y trouve seulement des vésicules sous les sacs parasomaux dans les intervalles qui séparent les peniculus ou entre les rangées ciliaires chez Turaniella vitrea et Urocentrum turbo (Pl. XIII, fig. 1; Pl. X, fig. 2; Pl. XV, fig. 1). A l'intérieur du peniculus, la partie proximale des cinétosomes est épaissie. Les tubules des triplets périphériques sont doublés sur une faible hauteur (300 à 400 Å) par des amas de matériel dense (Pl. VIII, fig. 1 et Pl. IX, fig. 2; Pl. XII, fig. 1), qui forment comme un manchon autour du cinétosome.

Le réseau moyen a pour origine la périphérie des cinétosomes dans la zone proximale. Son expansion se fait uniquement dans les espaces séparant les cinétosomes et son épaisseur ne dépasse pas la hauteur du corps central de ces derniers. Ceci est confirmé par l'observation de sections transversales des cinétosomes où le réseau moyen n'est visible qu'aux alentours immédiats des sections présentant les figures classiques en "cartwheel" (Pl. X; Pl. XIII et Pl. XIX). Ces mêmes sections nous montrent aussi que les connections intercinétosomiennes sont des tractus microfibrillaires soit grêles (Pl. X; Pl. XIV) soit plus épais (400 Å) (Pl. XIII).

Ces paquets de microfibrilles montrent deux directions principales.

Une première série de liaisons relie entre eux les cinétosomes d'une même cinétie, une seconde série rayonne autour de chaque cinétosome et relie les cinétosomes voisins (de droite et de gauche) (Pl. X; Pl. XIII; Pl. XIV). Ces formations fibrillaires avaient déjà attiré notre attention chez Urocentrum turbo (Didier et de Puytorac 1968), Faurella thermalis (Didier 1968) et Turaniella vitrea (Didier, Iftode et Versavel 1970). Nos observations faites sur les Frontonia et les Disematostoma ainsi que celles de Schneider (1964 a) sur les Paramécies, de de Puytorac (1967) sur Lembadion indiquent ici encore la présence constante de liaisons intercinétosomiennes entre les cinétosomes d'une même cinétie et entre ceux des cinéties voisines dans un peniculus. En aucun cas, quelle que soit l'espèce étudiée, nous n'avons pu déceler de liaisons entre les cinéties voisines de deux peniculus successifs. Cette absence de liaisons directes à ce niveau entre deux peniculus voisins est remarquable (Pl. VIII, fig. 1 et 2; Pl. XIV) et pourra nous être utile pour différencier des structures très proches du peniculus, comme les membranelles.

Ainsi, tout peniculus possède un tel réseau moyen. Comme le réseau superficiel, le réseau moyen est une production des cinétosomes du peniculus. Cependant, alors que le réseau superficiel a une origine attribuée aux seuls cinétosomes de la cinétie droite du peniculus, le réseau moyen dépend de tous les cinétosomes externes et internes du peniculus. On voit donc, qu'en plus d'une différence de position et malgré une structure microfibril-

laire semblable plus ou moins dense, ces deux réseaux ont une origine un peu différente. L'un semble être l'apanage exclusif d'une cinétie particulière du peniculus, l'autre est produit indifféremment par tous les cinétosomes. Le réseau microfibrillaire moyen est donc avant tout une structure dont le rôle est d'assurer la liaison entre les différents cinétosomes seulement à l'intérieur du peniculus sans jamais relier deux peniculus entre eux.

c/ Réseau profond.

C'est le réticulum microfibrillaire situé au-dessous de la base des cinétosomes des peniculus et qui a pour origine ces mêmes cinétosomes. Ce réseau entre en relation avec les réseaux précédents par des tractus microfibrillaires très denses.

Son origine et son extension sont grossièrement identiques chez toutes les espèces étudiées. On le trouve sous la première cinétie gauche du premier peniculus, à partir de laquelle il s'enfonce dans le cytoplasme profond et poursuit son trajet parallèlement au réseau microfibrillaire moyen. Au passage, il reçoit successivement des autres cinétosomes du peniculus, des tractus de même nature qui le renforcent. Il se termine en-dehors du champ péniculien dans la paroi nue de la cavité buccale et il a alors deux destinations possibles : chez les espèces "primitives", il participe à l'élaboration de némadesmes qui formeront la partie gauche de "l'appareil fibrillaire pharyngien" (Roque 1961 a); chez les espèces où cet "appareil" n'existe pas; il renforce le plancher de la cavité buccale jusqu'à l'ouverture de la vacuole digestive.

α/ Espèces des genres Disematostoma et Frontonia.

Chez Disematostoma : de la base de chaque cinétosome part un tractus microfibrillaire qui plonge dans le cytoplasme. Ce tractus, grêle, a pour origine un cône microfibrillaire qui prend appui sur les triplets périphériques, du côté interne (Pl. VIII, fig. 1), juste à l'extrémité de ces triplets. (Remarquons que c'est au même niveau des triplets, mais du côté externe que prennent naissance les tractus du réseau moyen). Le fin tractus issu de chaque cinétosome s'enfonce dans le cytoplasme où il va se réunir à ses semblables.

Chez Frontonia : de la base de chaque cinétosome part également un tractus microfibrillaire qui longe l'endoplasme. Ce tractus est plus épais que chez les Disematostoma (1300 A) et il a une origine différente : en effet, si certaines microfibrilles du tractus sont bien rattachées au côté interne de l'extrémité des triplets, d'autres (à gauche) sont reliées au matériel dense du cylindre cinétosomien (Pl. IX, fig. 2) à un niveau élevé, celui de la plaque terminale (Pl. IX, fig. 2).

Le tractus issu de chaque cinétosome est relié à ses voisins par des microfibrilles transversales, avant de se réunir avec eux en profondeur pour former des cordons qui s'étendent en un réseau sur la partie droite de la cavité buccale.

La zone ectoplasmique comprise entre la base des cinétosomes et ce réseau microfibrillaire profond est riche en vacuoles, ribosomes et rosettes d'ergastoplasme, mais semble toujours dépourvue de mitochondries.

β/ Espèces des genres Paramécie et Faurella.

Chez les Paramécies, on sait depuis les études de Schneider (1964 a) et Jurand et Selman (1969) que sous les cinétosomes des peniculus de la cavité buccale et partant de leur base, il existe aussi des microfibrilles. Comme dans les exemples précédents, on remarque à la périphérie de la zone proximale des cinétosomes des amas de matériel dense formant un manchon externe lequel rappelle, par sa position et son aspect, celui des Disematostoma et des Frontonia. Cependant, chez Paramecium, ces masses denses ne se limitent pas à l'extrémité des triplets du cinétosome. Elles remontent le long des triplets sur une hauteur sensiblement égale à celle du corps central et elles ont d'autre part tendance à obstruer partiellement la base des cinétosomes (Schneider 1964 a). C'est à partir de ces manchons que s'élabore le réseau profond. Ce réseau microfibrillaire très particulier présente des noeuds de condensation superposés, il est hautement organisé en profondeur, alors que près des cinétosomes, les microfibrilles et les noeuds ont une disposition assez anarchique (Schneider 1964 a).

Chez Faurella thermalis, sous les premier et second peniculus (Didier 1968), on retrouve le même type de formation du réseau profond. Naissant à la base des cinétosomes, il va s'étendre sous ces derniers en une strate de 0,3 μ d'épaisseur. Les condensations du matériau à la base des cinétosomes sont moins nombreuses et moins régulières que dans le cas précédent. Les microfibrilles qui partent de la base des cinétosomes sont toujours inorganisées, puis comme chez les Paramécies se raccordent très vite au réseau profond. Chez les Paramecidae, le réseau profond, sous-jacent aux peniculus, qui présente parmi un enchevêtrement serré de microfibrilles des plages de condensation inégalement réparties va se joindre à un réseau constitué uniquement de microfibrilles et issu du quadrulus (Schneider 1964 a; Didier 1968; Jurand et Selman 1969).

Dans la formation du réseau profond des peniculus, il faut retenir qu'ici encore, c'est la base des cinétosomes qui produit des microfibrilles qui formeront une couche épaisse régulièrement ou irrégulièrement parsemée de noeuds ou de plages de condensation qui relient les cinétosomes des peniculus entre eux.

L'origine du réseau profond est donc comme chez les Frontonia et les Disematostoma la zone proximale des cinétosomes. Cependant, alors que chez les Frontonia et les Disematostoma, les tractus microfibrillaires issus de chaque cinétosome traversent d'abord une zone "de transition" avant de se réunir en profondeur pour former le réseau, chez les Parameciidae, cette zone n'existe pas et le réseau est immédiatement accolé aux cinétosomes.

γ/ Urocentrum turbo.

Nous avons déjà montré (Didier et de Puytorac 1968) l'existence chez ce Cilié d'un réseau microfibrillaire profond apparemment en relation uniquement avec les cinétosomes du troisième peniculus.

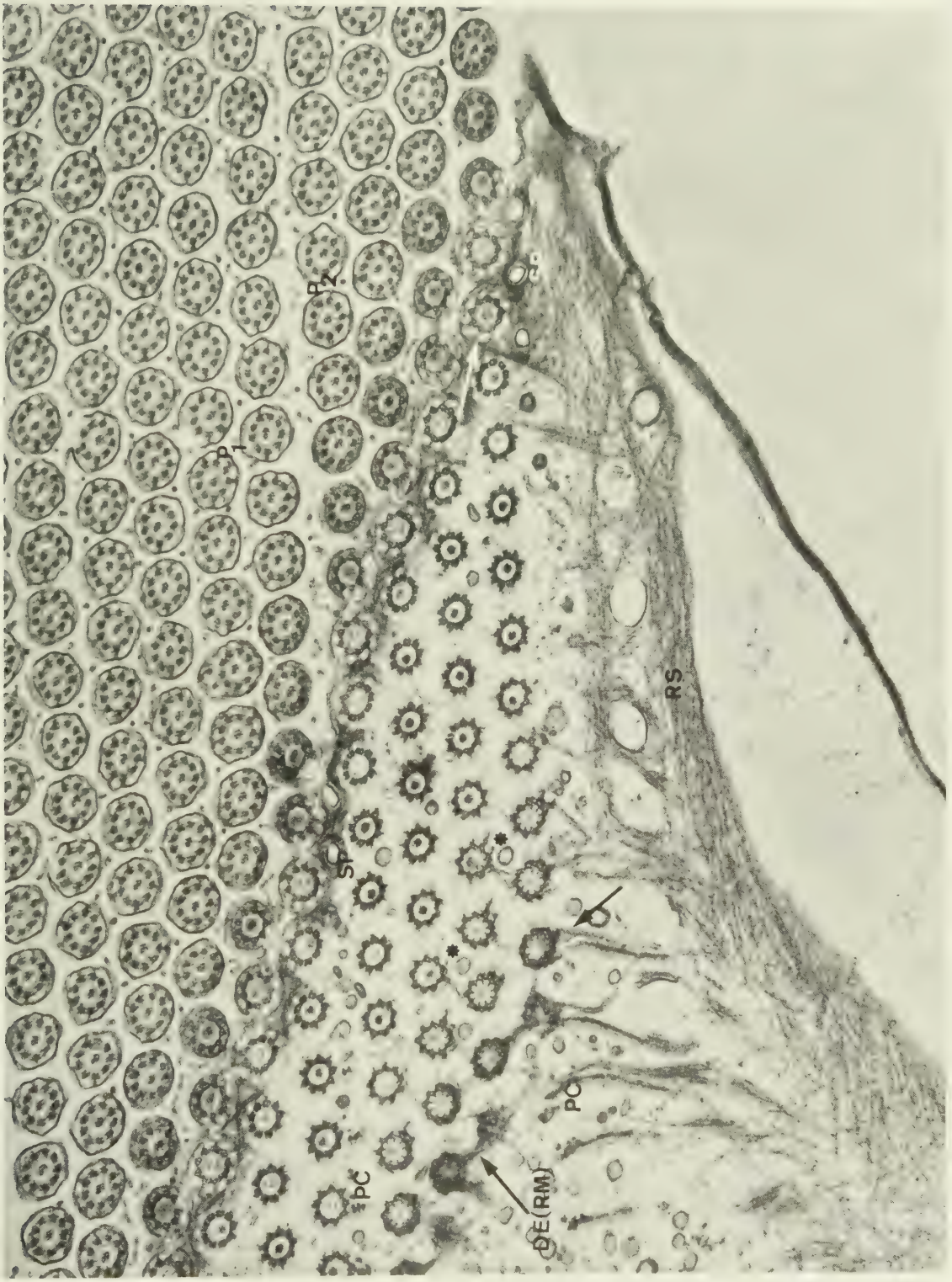
En fait, ce réseau est relié aux cinétosomes des trois peniculus :

- la région proximale des cinétosomes des premier et second peniculus (Pl. XI) est accompagnée d'amas de matériel dense extérieurs et latéraux d'où partent des microfibrilles qui s'étendent et viennent constituer un réseau immédiatement sous-jacent aux

PLANCHE XIV.

Turaniella vitrea.
(X 30 000).

Coupe tangentielle oblique dans la zone des deux premiers peniculus P1 et P2 de Turaniella vitrea. Le premier peniculus apparaît formé d'au moins sept cinéties tandis que le second de quatre seulement. Un léger intervalle les sépare, occupé dans le cytoplasme en surface par des sacs parasomaux (SP) prolongés par des vésicules, sites probables d'une pinocytose active. Comme dans les autres peniculus déjà présentés, la cinétie externe de chacun d'eux est bordée par des fibres postciliaires (PC) et aussi par des sacs parasomaux (SP). On note cependant quelques vésicules dépendant de ces structures réparties au hasard entre les autres cinéties (*) à l'intérieur des peniculus. On distingue nettement près des cinétosomes l'origine (flèche) du réseau superficiel microfibrillaire (RS) qui longe les fibres postciliaires avant de remonter en surface entourer les cinétosomes et qui entre en relation avec leur partie distale par de fins tractus (flèche blanche). Les desmoses du réseau moyen (DE (RM)) sont très épaisses à la base des zones proximales des cinétosomes et plus grêles et rayonnantes au-dessus.


P1
P2
SP
IPC
OE(RM)
PC
RS

cinétosomes. Ce réseau s'étale vers le côté droit, et du fait de la situation du troisième peniculus (Pl. XII, fig. 2 et Pl. XIII) placé sur une proéminence, passe sous le troisième peniculus à une certaine distance (1 μ environ) de ses cinétosomes (Pl. XII, fig. 1 et 2).

C'est seulement sur le côté droit des cinétosomes de la cinétie droite du troisième peniculus, que prennent naissance des microfibrilles (Pl. XII, fig. 2) : certaines remontent vers la surface où elles vont renforcer la couche microfibrillaire qui s'étale dans la zone des crêtes (voir plus loin), les autres vont rejoindre le réseau profond qui devient alors très important. Dans ce réseau sans organisation nette, elles sont plus tassées dans la partie la plus profonde (Pl. XII, fig. 2).

Plusieurs remarques sont à faire concernant :

- l'origine des microfibrilles : elles naissent uniquement à l'extérieur et du côté droit de la zone proximale des cinétosomes au même niveau que le réseau moyen et que les éléments constitutifs du réseau superficiel. Il y a donc des relations, sinon de fonction, au moins d'origine entre les trois systèmes réticulaires.

- l'éloignement du réseau profond par rapport à la surface de la cavité buccale : le réseau profond s'étend sous le premier et le second peniculus immédiatement au-dessous des cinétosomes, ce qui rappelle le réseau profond des Parameciidae. Par contre, il passe à une certaine distance des cinétosomes du troisième peniculus, ce qui rappelle le cas des Frontonia et Disematostoma. Ce type inhabituel est dû à l'orientation particulière des microfibrilles dès leur naissance (orientation parallèle à la surface de la paroi buccale).

δ/ Turaniella vitrea.

De même que pour les autres Péniculiens étudiés jusqu'à présent, Turaniella vitrea possède un réseau profond (Didier, Iftode et Versavel 1970) situé sous les peniculus. Comme pour Frontonia et Disematostoma, des microfibrilles prennent naissance sur le manchon dense proximal qui obstrue en partie la base de chaque cinétosome; ces microfibrilles s'assemblent en tractus qui s'enfoncent dans le cytoplasme pour se réunir en profondeur en un réseau épais (Pl. XV, fig. 1 et 2). La zone de transition est ici moins nette que chez les Frontonia ou les Disematostoma car les nombreuses fibrilles transversales entre les différents tractus sont plus dispersées que chez les Frontonia (Comparer Pl. IX, fig. 2 et Pl. XV, fig. 1).

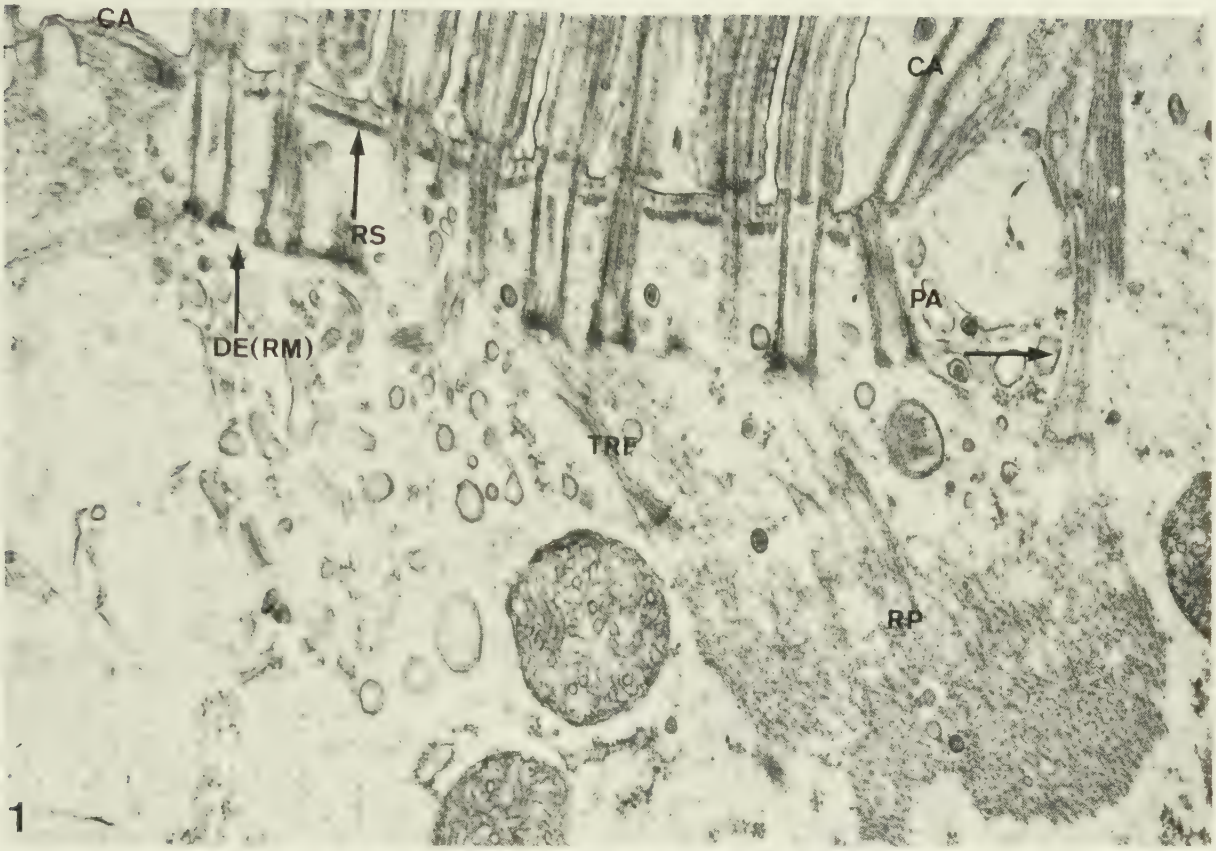
Le réseau profond a une organisation très particulière que nous décrirons plus loin (⸗. modifications ultrastructurales des réseaux microfibrillaires).

A noter que chez Turaniella vitrea, un réseau profond identique à celui issu des premier et second peniculus est relié aux cinétosomes du quadrulus (Didier, Iftode et Versavel 1970) ce qui rappelle le cas des Parameciidae.

PLANCHE XV.

Fig. 1 - Turaniella vitrea.
(X 30 000).
Coupe longitudinale dans la zone des peniculus. On remarque que la couche alvéolaire (CA) ne se prolonge pas entre les cinétosomes dans l'aire d'implantation des peniculus. A ce niveau, on ne distingue qu'une seule membrane unitaire à laquelle succède une mince couche épiplasmique. Le réseau superficiel très dense (RS) est sous-jacent à cet ensemble et s'observe en contact direct avec la partie distale des cinétosomes. A la base de ces derniers, on retrouve les desmoses (DE (RM)) du réseau moyen et les tractus (TRF) microfibrillaires qui s'enfoncent pour former le réseau profond (RP), ce dernier laisse entrevoir ici son début d'organisation particulière. On distingue aussi un cinétosome de la parorale (PA) tout proche des peniculus et relié à la fois au réseau profond et à la strate microfibrillaire qui se prolongera dans la cavité buccale (flèche).

Fig. 2 - Turaniella vitrea.
(X 21 000).
Coupe longitudinale dans la zone des peniculus. On retrouve entre les cinétosomes la même organisation corticale que précédemment, mais ici on distingue nettement un volumineux sac parasomal (SP) qui est logé dans l'intervalle séparant les deux peniculus. Un autre sac parasomal moins important (*) est visible entre deux cinétosomes du second peniculus. A la base des cinétosomes, on retrouve les deux formations de réticulum microfibrillaire, les réseaux profonds et moyens.


CA
CA
RS
DE(RM)
PA
TRF
RP
1

CA
SP
RP
2

d/ Conclusions.

Tous les Ciliés observés possèdent dans la zone des peniculus une série de réseaux microfibrillaires placés à trois niveaux différents. D'une façon générale, les deux premiers que nous avons appelés réseaux superficiel et moyen sont toujours présents dans des secteurs très voisins, le premier de la couche alvéolaire et le second de la partie proximale des cinétosomes. Le troisième réseau a une position variable selon les espèces considérées. Une évolution est à retenir à partir du genre Frontonia. Elle se manifeste par la réduction de la distance qui sépare la base des cinétosomes des peniculus du réseau profond, ce qui entraîne un raccourcissement des cordons microfibrillaires issus des cinétosomes et ramène le réseau au contact des parties proximales de ces derniers, ce qui se réalise pleinement chez les Paramécies. Un processus mixte est reconnu chez Urocentrum turbo avec une variante concernant l'orientation des cordons microfibrillaires qui ont tendance à naître latéralement aux cinétosomes. Turaniella vitrea par contre est conforme au plan général des Frontonia et des Disematostoma avec une prolifération plus grande des desmoses entre les cordons.

Après avoir montré la présence constante des trois réseaux chez les Péniculiens, et mis en évidence leur origine et leur situation, nous allons nous attacher maintenant à l'étude des connections qui existent entre ces trois étages microfibrillaires.

3. CONNEXIONS ENTRE LES RESEAUX.

Les trois réseaux ont pour origine commune la partie proximale des cinétosomes. Mais en-dehors de ce point d'origine, ont-ils des relations entre eux, ou sont-ils toujours totalement indépendants ? Jusqu'alors, nous n'avons signalé que les relations possibles. Il faut savoir pourtant que ces relations existent en particulier dans les espaces péri et interpéniculien des Frontonia et des Disematostoma.

a/ Chez Frontonia et Disematostoma.

Rappelons que chez Frontonia depressa (= parvula) par exemple, les premier et second peniculus sont très rapprochés l'un de l'autre, alors que le troisième est séparé du second par un espace important dans lequel le réseau superficiel interpéniculien vient se prolonger et se développer (Pl. XVI, fig. 1 et 3). C'est dans cet espace interpéniculien que la partie du réseau profond située sous le troisième peniculus est reliée au réseau superficiel par un fort tractus microfibrillaire qui remonte vers la surface sur la gauche du troisième peniculus (Pl. XVI, fig. 1). Ce même processus se retrouve chez les Disematostoma.

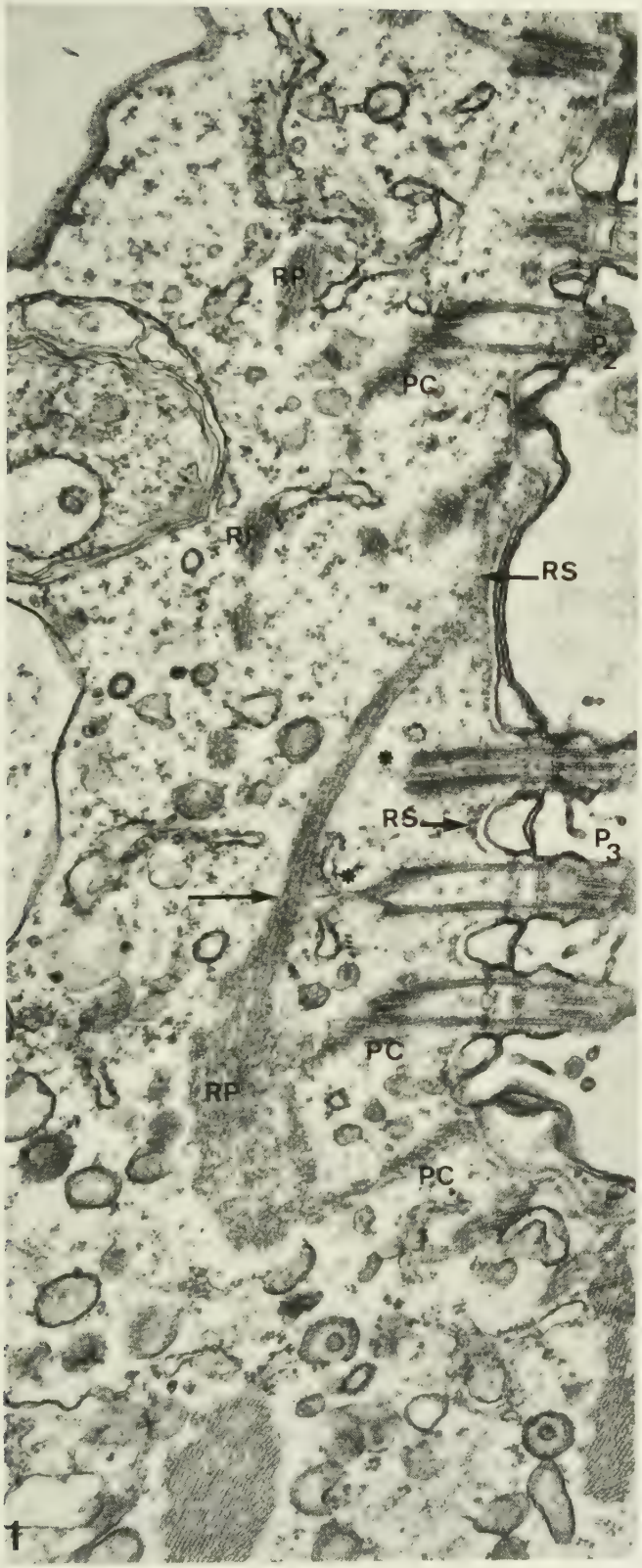
De même, rappelons que la crête ectoplasmique qui longe sur la gauche le premier peniculus chez Frontonia depressa (= parvula) rejoint les tractus microfibrillaires remontant du réseau profond (Pl. IX, fig. 1).

PLANCHE XVI.

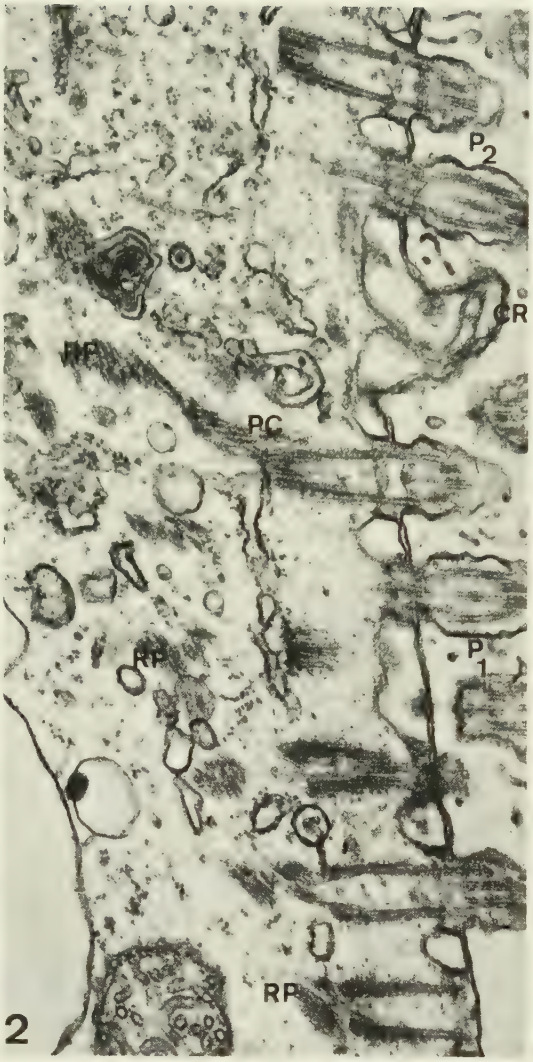
Fig. 1 - Frontonia depressa (= parvula).
(X 30 000).
Coupe longitudinale intéressant le second (P2) et le troisième peniculus (P3) composé de trois cinéties. On distingue le réseau superficiel (RS) se prolongeant entre les deux peniculus et apparaissant sous la couche alvéolaire entre les cinétosomes. De la partie proximale des cinétosomes, s'échappent en "V" les tractus microfibrillaires (*) qui vont se joindre pour former le réseau profond (RP) dont on remarquera la structure périodique par endroit (flèche). A noter le long cordon mettant en relation le réseau superficiel (RS) et le réseau profond (RP) sous le troisième peniculus. Ici encore, on constate que les cinétosomes des cinéties externes de chaque peniculus portent des fibres postciliaires (PC) associées à un manchon microfibrillaire de même nature que le réseau superficiel.

Fig. 2 - Frontonia atra.
(X 30 000).
Coupe longitudinale intéressant le premier (P1) et le second peniculus (P2). En plus de la crête ectoplasmique (CR) séparant les deux peniculus et des fibres postciliaires (PC) de la cinétie externe, on notera que le réseau profond (RP) est issu de la première rangée de cinétosomes et passe sous tous les peniculus reliant ainsi entre eux tous les cinétosomes qui lui envoient successivement le matériau servant à son élaboration.

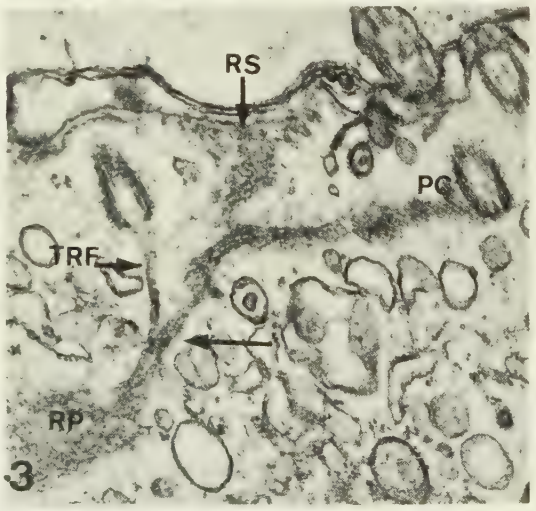
Fig. 3 - Frontonia depressa (= parvula).
(X 28 000).
Coupe longitudinale intéressant l'intervalle séparant deux peniculus. On reconnaît le réseau superficiel (RS) longeant d'abord les fibres postciliaires (PC) et remontant sous la couche alvéolaire, mais on remarque aussi qu'il se réunit par un mince tractus (flèche) au réseau profond (RP) issu des cinétosomes du peniculus suivant (TRF).



1



2



3

Il y a aussi parfois, vers la base des cinétosomes une apparence de continuité entre le tractus qui part en profondeur pour former le réseau profond et la couche microfibrillaire qui remonte le long des postciliaires pour aller former le réseau superficiel (Pl. XVI, fig. 3).

Il faut remarquer aussi que les connections entre réseau profond et réseau superficiel ne peuvent pas être considérées comme des modes de liaisons même indirectes entre peniculus différents. En effet, les tractus qui partent du réseau profond et remontent vers le réseau superficiel, ont pour origine, non pas la partie proximale des cinétosomes, mais un niveau beaucoup plus profond dans l'endoplasme. Ils n'assurent donc pas les liaisons entre les cinétosomes de deux peniculus voisins. Ces observations concernent évidemment les espèces où le réseau profond est nettement séparé de la base des cinétosomes.

b/ Cas d'Urocentrum turbo.

Les relations entre le réseau superficiel et le réseau profond existent réellement dans la partie droite du troisième peniculus, là où les microfibrilles issues de la cinétie droite du troisième peniculus rejoignent le réseau profond formé plus loin par les cinétosomes des premier et second peniculus. Une partie des microfibrilles issues du troisième peniculus remontent vers la surface pour renforcer le réseau superficiel; il y a en quelque sorte une continuité entre le réseau superficiel et le réseau profond (Pl. XII, fig. 2).

c/ Chez Turaniella vitrea.

Le réseau superficiel très dense entre les cinétosomes des peniculus, est plus lâche, mais néanmoins très important en-dehors du champ péniculien où ses microfibrilles s'étalent sous les alvéoles sous-membranaires (Pl. XV, fig. 1). Rappelons que le réseau superficiel est constitué par des microfibrilles qui remontent le long des fibres postciliaires (Pl. XIV). Or, il apparaît nettement que, dans la région intrapéniculienne, il est relié au réseau profond par de forts tractus microfibrillaires (Pl. XV, fig. 1). Ainsi, comme chez Frontonia, il y a liaison directe entre le réseau superficiel et le réseau profond.

d/ Conclusions.

Les trois systèmes du réticulum microfibrillaire annexés aux peniculus bien qu'ayant une même origine (la partie proximale des cinétosomes) sont différents les uns des autres par leur position (superficielle, moyenne, profonde) et il est permis de penser qu'ils jouent chacun un rôle différent, même si certaines liaisons existent entre le réseau superficiel et le réseau profond par exemple ou si le réseau profond tend à se rapprocher du réseau moyen, chez Paramecium, Faurella et chez Urocentrum.

Toutes ces microfibrilles des trois réseaux semblent naître à partir des cinétosomes et plus particulièrement du matériel dense qui entoure la base de celui-ci. Nous admettons donc qu'il existe à ce niveau un "pool-générateur" ou "un matériel précurseur" servant à fabriquer les microfibrilles toutes semblables qui vont soit se diriger vers la

surface de la cellule, soit relier entre eux les cinétosomes, soit s'enfoncer dans l'endoplasme.

En quelque sorte, il y a pour ces trois réseaux un seul centre inducteur. Les connections pouvant exister entre les trois réseaux sont secondaires et renforcent simplement la cohésion des structures microfibrillairès composées d'un même matériel dans les trois niveaux.

4. LES MODIFICATIONS STRUCTURALES DES RESEAUX MICROFIBRILLAIRES.

Nous nous sommes jusqu'alors attaché essentiellement à l'origine et à la localisation des réseaux microfibrillaires liés aux peniculus, sans préciser leur nature interne, ni leur volume. Or, c'est toujours sur ces deux points que les variations importantes peuvent exister d'une espèce à l'autre.

a/ Réseau superficiel.

α/ Essentiellement localisé sous le cortex, il présente une structure identique dans toutes les espèces étudiées. Les coupes tangentielles permettant de déceler son origine indiquent que dès son départ sa structure est de nature microfibrillaire et qu'elle ne change pas autour des parties distales des cinétosomes. Les seules variations qui peuvent être soulignées sont les différences d'épaisseurs et les distances plus ou moins grandes qui séparent les tractus des triplets cinétosomiens. Nous avons constaté cette homogénéité de structure chez Frontonia, Disematostoma, Urocentrum et Turaniella et nous pouvons y ajouter les observations réalisées dans le même sens sur des Paramécies (Jurand et Selman 1969) et sur Neobursaridium gigas (Nilsson 1969). Seul Lembadion lucens (de Puytorac 1967) présente un réseau superficiel tellement dense qu'il est difficile d'y mettre en évidence la présence de microfibrilles. Remarquons aussi que dans cet exemple, le point de départ du réseau superficiel n'est pas déterminé, mais que, néanmoins, on a pu mettre en évidence des relations par l'intermédiaire de jambages avec le réseau profond, semblable par sa position aux précédents et issu lui aussi des parties proximales des cinétosomes.

β / Caractéristiques du réseau superficiel.

Nous pouvons conclure que le réseau superficiel lié à un peniculus :

- est présent chez toutes les espèces étudiées.

- que sa structure déterminée dès son origine ne subit pas de modifications malgré ses relations avec d'autres systèmes.

- qu'il est toujours situé immédiatement sous le cortex entre les cinétosomes des peniculus, mais qu'il peut s'étendre au-delà de la zone ciliée dans le plancher buccal.

- que son origine est la partie proximale des cinétosomes de la cinétie la plus à droite du peniculus, près des fibres postciliaires que porte cette cinétie.

b/ Réseau moyen.

α/ Rappelons que ce réseau est un dérivé de la partie proximale des cinétosomes du peniculus. Contrairement au réseau superficiel, il peut présenter des variations structurales, ce qui a conduit les auteurs à distinguer plusieurs types de liaisons intercinétosomiennes.

Les variations les plus importantes concernent l'épaisseur et l'aspect de ce réseau. Il peut se présenter sous forme de simples microfibrilles de faible épaisseur (Pl. VIII, fig. 1; Pl. IX, fig. 2; Pl. XII, fig. 1 et 2) ou être au contraire formé de cordons microfibrillaires épais (Pl. XIII) de forte densité.

Chez Paramecium aurelia (Schneider 1964 a; Jurand et Selman 1969), Faurella thermalis (Didier 1968), et aussi chez Neobursaridium gigas (Nilsson 1969) près de la surface, des desmoses constituées par des microfibrilles striées relient entre eux uniquement les cinétosomes des cinéties voisines tandis que de fines desmoses microfibrillaires simples relient les cinétosomes successifs d'une même cinétie. Cette double organisation structurale semble être spécifique de la famille des Parameciidae et représente la variation la plus originale du réseau microfibrillaire moyen : ces Ciliés montrent donc, dans leurs peniculus la coexistence de deux types de liaisons de structures différentes bien qu'issues toutes les deux du même lieu d'origine. Ces différences de structure ne semblent pas liées à une augmentation de la quantité de microfibrilles, mais à une organisation plus complexe du matériau qui les constitue.

β/ Caractéristiques du réseau moyen.

Ainsi, le réseau moyen microfibrillaire peut être caractérisé :

- par sa position à la base des cinétosomes où il joue un double rôle, puisqu'il sert à relier entre eux les cinétosomes ou les cinéties d'un même peniculus (sans jamais toutefois relier deux peniculus entre eux) et d'autre part à constituer une frontière séparant l'ectoplasme du cytoplasme sous-jacent (endoplasme).

- par sa structure microfibrillaire qui présente d'une part des variations dues à la densité variable du matériau qui les constitue, et d'autre part des modifications structurales intimes décelables seulement chez des espèces voisines des Paramécies.

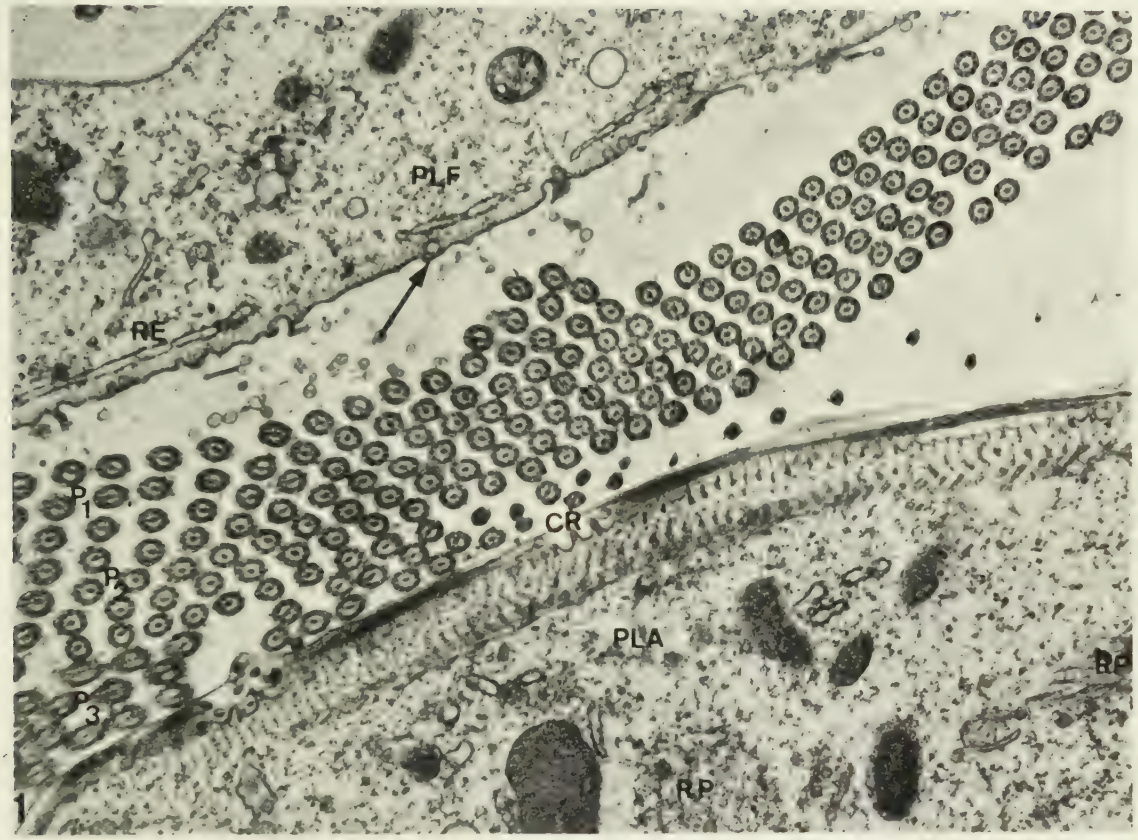
c/ Réseau profond.

Il est présent chez toutes les espèces étudiées. Nous avons déjà noté quelle est son origine précise (avec quelques variantes) et sa situation plus ou moins éloignée de la base des cinétosomes.

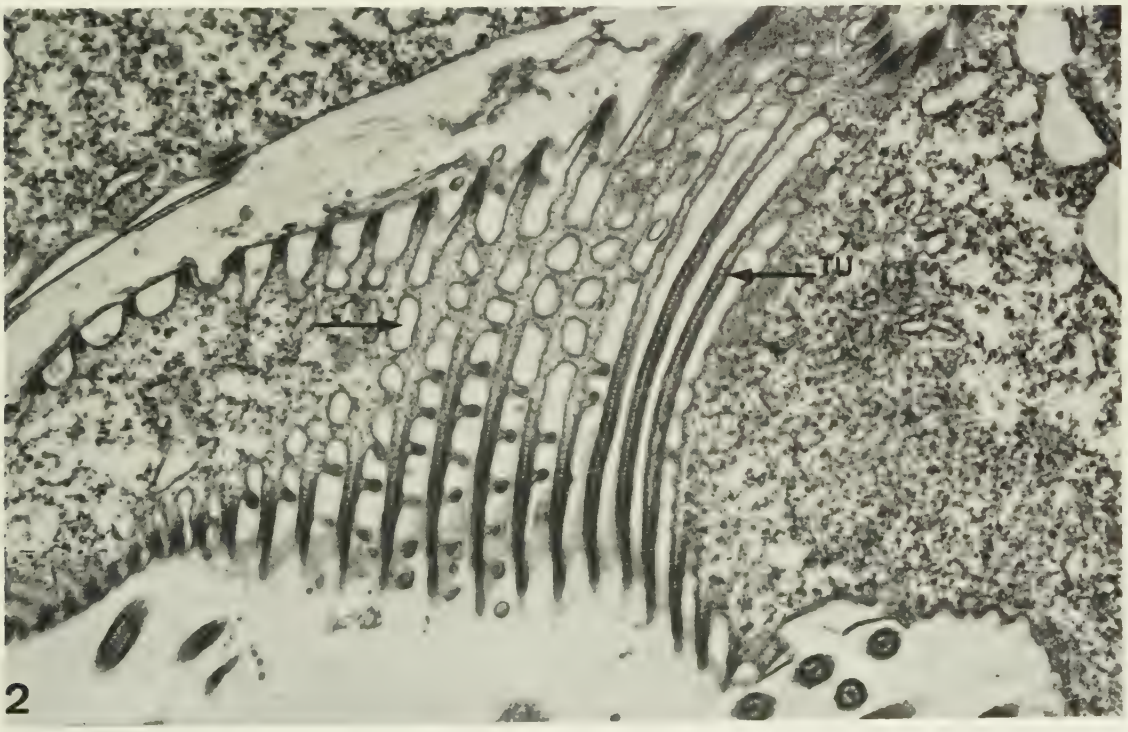
PLANCHE XVII.

Fig. 1 - Urocentrum turbo.
(X 18 000).
Coupe transversale dans la cavité buccale, montrant la différence de structure entre le plancher (PLA) hérissé de crêtes argyrophiles (CR) et le plafond du vestibule (PLF) essentiellement occupé par de longues ampoules de réticulum endoplasmique (RE) et par des microvésicules (flèches). Sous les crêtes, on remarque aussi des plages de réticulum microfibrillaire appartenant au réseau profond (RP). Les deux premiers peniculus P1 et P2 sont très développés et proches l'un de l'autre tandis que le troisième P3 est beaucoup plus court.

Fig. 2 - Urocentrum turbo.
(X 21 000).
Coupe tangentielle oblique dans le plancher au niveau des crêtes. On distingue de minces travées successives correspondant aux sommets des crêtes renforcées par des tubules (TU), et entre celles-ci, de nombreuses ouvertures (flèche).



1



2

Sa structure varie depuis le simple agencement "anarchique" de microfibrilles enchevêtrées jusqu'à des organisations plus poussées telles que des structures périodiques ou des réseaux réguliers.

α/ Chez Disematostoma et Frontonia.

Le réseau profond est nettement espacé des peniculus dont il est solidaire. Les microfibrilles qui le constituent sont très serrées et l'aspect microfibrillaire ne subit aucune modification dans les cordons issus de la base des cinétosomes, et qui en se soudant entre eux vont produire le réseau profond. Ce dernier, par contre présente de place en place des portions où on distingue des striations régulières (Pl. IX, fig. 1 et 2; Pl. XVI, fig. 1) évoquant une structure périodique.

β/ Chez Paramecium et Faurella, le réseau profond est immédiatement sous-jacent aux cinétosomes.

- Chez Paramecium aurelia (Schneider 1964 a), les microfibrilles forment un réseau particulier tridimensionnel dans lequel les noeuds de condensation sont superposés et tassés les uns contre les autres, des lignes granulaires séparant les alignements de noeuds. Chez Faurella thermalis (Didier 1968), la structure du réseau profond est, à son origine, microfibrillaire. On reconnaît, de place en place, parmi l'enchevêtrement des microfibrilles, des plages de matière très dense aux électrons sans structure définie qui constituent un arrangement original différent de celui que l'on rencontre chez Frontonia, Disematostoma et Paramecium. Ainsi, Paramecium et Faurella montrent deux types de modifications différentes. Chez Paramecium, tout le réseau microfibrillaire est entièrement organisé, très près de son origine. Chez Faurella, l'aspect microfibrillaire simple subsiste beaucoup plus, mais il apparaît des condensations de matériau qui semblent être régulièrement réparties dans la trame microfibrillaire. Dans les deux cas pourtant, le réseau profond s'étend en-dehors de la zone des peniculus et vient soutenir la partie non ciliée de la paroi de la cavité buccale.

γ/ Chez Turaniella vitrea.

Les cordons microfibrillaires, reliés par de nombreuses desmoses, s'enfoncent dans le cytoplasme pour donner une strate éloignée de la base des cinétosomes. Dans les cordons, l'aspect microfibrillaire est bien reconnaissable (Pl. XV, fig. 1 et 2) puis progressivement, le réseau s'organise en profondeur et montre des noeuds de condensation nombreux étoilés (Pl. XV, fig. 1; Pl. XXXI) de 180 à 200 Å de diamètre, répartis sans ordre précis et laissant entre eux des espaces occupés par des formations punctiformes (Didier, Iftode et Versavel 1970). Cette organisation n'est pas géométrique. La transformation progressive des microfibrilles du réseau profond en une structure qui évoque parfois celles de muscles de Métazoaires, confère à Turaniella vitrea une originalité sans équivalent chez les autres Ciliés.

δ/ Chez Urocentrum turbo.

Microfibrillaire dès son origine, le réseau ne subit aucune modification structurale; à quelque niveau que ce soit, il est constitué de microfibrilles assez lâchement enchevêtrées (Pl. XII, fig. 1 et 2; Pl. XIII) même lorsqu'il s'étend sous la partie non ciliée de la cavité buccale (Didier et de Puytorac 1968).

ε / Caractéristiques du réseau profond.

Il existe chez toutes les espèces, il est très étendu et se prolonge dans la paroi non ciliée de la cavité buccale, sauf chez les Frontonia et Disematostoma où il ne dépasse pas la cinétie externe du troisième peniculus.

Il a une structure variable :

il reste simplement microfibrillaire chez Urocentrum turbo,

il peut rester microfibrillaire et prendre un aspect périodique chez les Frontonia et les Disematostoma,

il peut être constitué d'un matériau dense où les microfibrilles ne sont plus reconnaissables, et présenter par endroits une structure périodique chez Lembadion lucens (de Puytorac 1967),

il peut former un réseau tridimensionnel à noeuds de condensation régulièrement répartis chez Paramecium ou être moins bien organisé chez Faurella,

il peut former des plages à noeuds de condensation irrégulièrement disposés sans liaisons apparentes entre elles chez Turaniella vitrea.

Il s'étend sous la partie proximale des cinétosomes des peniculus et forme une strate plus ou moins épaisse qui s'étend sous la totalité du champ péniculien.

Il est possible que ces changements de structure soient en relation avec le rôle de soutien qu'on peut lui attribuer lorsqu'il se prolonge dans les parties non ciliées de la cavité buccale. Ainsi ce soutien ne se réaliserait pas toujours de la même façon.

D - CONCLUSIONS : COMMENT CARACTERISER LE PENICULUS ?

En étudiant le peniculus, notre but était de trouver, parmi toutes les données que nous pourrions recueillir, des caractères constants ou particuliers qui nous serviraient pour définir le peniculus. Cette définition ou plutôt les caractéristiques que nous essayons de donner représentent pour nous la diagnose d'une structure ciliaire propre aux Hyménostomes Péniculiens permettant de caractériser ce sous-ordre, à côté d'autres données fournies par les observations en microscopie photonique et intéressant les processus de la morphogénèse. Comme nous venons de le voir, et en nous reportant aux travaux nombreux effectués sur les Protozoaires Ciliés, nous nous apercevons que les ultrastructures que nous avons reconnues chez ces Ciliés peuvent être retrouvées dans beaucoup de cas.

La microscopie électronique nous a permis de vérifier sur une série d'Hyménostomes Péniculiens, d'une part, le nombre de peniculus qu'ils comportaient et d'autre part, le nombre de cinéties qui entraient dans leur constitution. De ces observations, nous retiendrons que la cavité buccale des Hyménostomes Péniculiens comporte en général deux ou trois peniculus et qu'un peniculus est constitué par un nombre de cinéties variant selon les espèces.

Le nombre de peniculus dans la cavité buccale et surtout le nombre variable de cinéties entrant dans la composition de ces derniers ne sont pas de bons critères permettant d'établir une fiche signalétique du peniculus. Nous avons vu que le nombre des cinéties d'un peniculus pouvait varier de trois à huit.

Il n'y a donc pas de "formule cinétienne du peniculus" qui soit à la fois spécifique du peniculus et des Péniculiens. Il nous faut néanmoins retenir que les variations constatées tendent à se stabiliser à partir de certaines espèces pour un ou deux peniculus. Ce fait se remarque très bien à l'intérieur des groupes formés par les Frontonia et Disematostoma puis dans les groupes suivants qui englobent les Paramécies, Stokesia et Neobursaridium gigas. Ce passage à un nombre stable de cinéties dans un ou plusieurs peniculus pourrait être utilisé, si on l'associe à d'autres particularités morphologiques, soit pour expliquer une évolution à l'intérieur des Péniculiens, soit pour mieux définir les caractères spécifiques de certains genres. Il faut donc caractériser le peniculus par un moyen autre que le nombre de ces cinéties.

Le second critère que nous avons envisagé concernait les limites du peniculus. Nous avons cherché à mettre en évidence des structures dont la position particulière et constante nous permettrait de distinguer sans équivoque les différents peniculus inclus dans la cavité buccale d'un individu. Nos observations montrent que deux types de limites peuvent être reconnus. Ce sont soit des limites superficielles constituées par des alignements de sacs parasomaux associés quelquefois à des crêtes ectoplasmiques, soit des dérivés cinétosomiens représentés essentiellement par des fibres postciliaires.

D'une manière très générale, les sacs parasomaux forment une ligne régulière le long de la cinétie droite de chaque peniculus. Ils sont placés en quinconce par rapport aux cinétosomes. Dans la cavité buccale, on trouve donc successivement :

P1 SP - P2 SP - P3 SP.

Il faut noter cependant que ce schéma type n'est pas toujours très exactement respecté. En effet, il peut exister comme chez Frontonia, deux lignes de sacs parasomaux entre deux peniculus voisins. Chez Turaniella, nous avons montré, outre la rangée normale de sacs à droite du peniculus, l'existence de quelques sacs surnuméraires, entre les cinéties à l'intérieur du peniculus. Chez Neobursaridium, chaque cinétie est bordée par une rangée de sacs parasomaux. Enfin, le cas d'Urocentrum est plus troublant que celui de Neobursaridium, puisqu'il n'existe des lignes de sacs parasomaux qu'entre les cinéties à l'intérieur d'un même peniculus et jamais à l'extérieur de celui-ci (sauf quelquefois près du deuxième peniculus) : ce cas pourrait donc être considéré comme l'exception à la règle suivante : la cinétie droite d'un peniculus est bordée d'une rangée de sacs parasomaux.

Le critère "sacs parasomaux" est encore insuffisant pour caractériser à lui seul le peniculus et pour distinguer les différents peniculus logés sur le côté gauche de la cavité buccale.

L'étude des dérivés cinétosomiens classiques a permis de mettre en évidence un fait frappant : la présence de fibres postciliaires annexées uniquement aux cinétosomes de la cinétie droite de chaque peniculus; celle-là même qui dans la majorité des cas est

bordée par les sacs parasomaux. Ce détail ultrastructural existe chez toutes les espèces que nous avons étudiées, ainsi que chez Paramecium (Schneider 1964 a; Jurand et Selman 1969), Lembadion (de Puytorac 1967), Neobursaridium (Nilsson 1969). C'est donc un caractère constant chez les Péniculiens, et il permet de délimiter à coup sûr le peniculus. Ainsi, même chez Urocentrum turbo, le problème de la séparation des peniculus est résolu facilement puisque chaque peniculus possède une cinétie externe accompagnée par des fibres postciliaires. Il en est de même pour Turaniella vitrea.

Les fibres postciliaires sont donc un critère de valeur pour caractériser le peniculus puisque leur présence et leur position sont constantes. Ce critère est bien supérieur à celui des sacs parasomaux qui présentent des variations portant sur leur quantité et leur distribution à l'intérieur du peniculus.

En outre, la présence de fibres postciliaires peut être utilisée pour déterminer le sens de lecture des cinéties et par-là même celui du peniculus. Etant les seuls dérivés cinétosomiens classiques qui subsistent, si nous nous référons à ce qui est admis (Grain 1969), elles se situent à leur origine dans le secteur postérieur droit du cinétosome. On peut donc connaître parfaitement l'orientation du peniculus, et repérer l'avant, l'arrière, le côté droit et le côté gauche.

Pour généraliser, on peut dire que l'association des sacs parasomaux, structures corticales et des fibres postciliaires, dérivés cinétosomiens, le long de la même cinétie droite, caractérise la limite droite du peniculus. Pour séparer deux peniculus, il faudra porter toute son attention sur la présence ou l'absence du "complexe" : sacs parasomaux - fibres postciliaires près d'une cinétie (qui est en l'occurence la cinétie la plus à droite). La combinaison de ces deux caractères peut servir à séparer et à caractériser le peniculus; dans quelques cas exceptionnels, seule la présence de fibres postciliaires servira de critère de reconnaissance pour limiter le peniculus.

Donc, dans une cavité buccale, tout ensemble de trois à huit cinéties, dont la plus externe d'un côté seulement est munie de fibres postciliaires et souvent accompagnée par des sacs parasomaux sur toute sa longueur, peut être envisagé comme étant un peniculus. Mais ceci n'est pas suffisant pour définir le peniculus car les critères que nous donnons servent surtout à limiter le peniculus. Il faut donc compléter notre caractérisation par l'adjonction d'autres détails à valeur également générale.

En étudiant les liaisons intercinétosomiennes du peniculus, nous avons constaté qu'elles ont une extension très limitée et qu'elles sont localisées à l'extrémité proximale des cinétosomes qu'elles ne dépassent jamais; elles se cantonnent sur une hauteur correspondant à celle du "cartwheel". Elles constituent ce que nous avons appelé le réseau microfibrillaire moyen. Or, ce réseau est présent dans les peniculus de toutes les espèces que nous avons observées, comme il est également présent chez Paramecium (Schneider 1964 a; Jurand et Selman 1969), Lembadion (de Puytorac 1967, Pl. II, fig. 4) et Neobursaridium (Nilsson 1969). C'est donc un caractère constant dans tous les peniculus.

Remarquons cependant que quelle que soit l'espèce considérée, et malgré les variations de structure possible, le réseau moyen constitue toujours des liaisons "intercinétiennes" ou "intercinétosomiennes" que l'on observe uniquement à l'intérieur d'un peniculus; jamais nous n'avons vu de telles liaisons microfibrillaires ni même des desmoses de toute autre nature relier une cinétie d'un peniculus à celle d'un peniculus voisin. Le réseau microfibrillaire moyen est inclus dans le cadre étroit d'un peniculus sans jamais le déborder ni varier dans sa position et il ne sert jamais de liaison entre deux peniculus voisins.

L'ensemble des critères "fibres postciliaires - réseau moyen strictement intra-péniculien" auxquels s'ajoutent généralement celui des "sacs parasomaux" permet de commencer à cerner le problème de la diagnose ou mieux des caractéristiques du peniculus.

L'origine des microfibrilles du réseau est la partie proximale des cinétosomes qui fonctionne comme "pool générateur" de structures microfibrillaires. Parallèlement à ce réseau, nous en avons mis en évidence un second qui s'étale directement sous le cortex de la cellule et encercle les cinétosomes au niveau de leur plaque terminale entrant quelquefois en contact avec leurs triplets. Cette couche microfibrillaire que nous avons baptisée réseau superficiel est associée à la cinétie externe droite du peniculus que nous avons retenue comme limite. Cette cinétie dont nous avons souligné l'importance se voit aussi dotée d'une structure supplémentaire qui lui est propre au même titre que les fibres postciliaires de ses cinétosomes. Ces derniers ont donc la possibilité d'induire dans leur partie proximale non seulement des dérivés classiques mais aussi une partie des desmoses du réseau moyen et la totalité du réseau superficiel qui s'appuie sur les fibres postciliaires comme sur des rails pour remonter vers la surface de la cellule. L'importance de la cinétie externe droite du peniculus déjà entrevue par certains auteurs, se trouve renforcée par nos observations. Avec son cortège de dérivés qui lui sont propres, elle constitue un des critères majeurs pour définir le peniculus. Notons encore que ce réseau superficiel s'étend entre les cinétosomes de tous les peniculus et se prolonge même en-dehors des peniculus dans la cavité buccale.

Il faut enfin considérer l'équipement microfibrillaire profond du peniculus. Ce réseau se situe sous les cinétosomes du peniculus à une distance variable, selon les espèces, de leur zone proximale; quelles que soient ces variations, l'origine de ce réseau profond est toujours la base même des cinétosomes qui dans le peniculus possède un très grand pouvoir organisateur étant donné la somme de microfibrilles qui s'y rattachent.

Issu des cinétosomes, le réseau profond assure les liaisons entre les différentes cinéties tout comme le réseau moyen, mais à un niveau plus bas, et en même temps; il réunit les peniculus voisins entre eux en profondeur, et va même s'étaler au-delà du champ péniculien. Il constitue des liaisons nettement décelables entre les peniculus voisins.

Ainsi, les connections entre deux peniculus voisins se réalisent de deux manières différentes : par le réseau superficiel issu exclusivement des cinéties externes droites de chaque peniculus d'une part, et par le réseau microfibrillaire profond relié à tous les cinétosomes d'autre part.

Enfin, il faut noter que les peniculus ont une orientation sensiblement parallèle à l'axe longitudinal de la cavité buccale.

Nous pouvons maintenant essayer de donner sinon une définition, tout au moins les caractères principaux du peniculus, en nous appuyant à la fois sur les données anciennes que nous avons confirmées et sur nos observations actuelles.

Un peniculus est une structure ciliaire implantée dans la cavité buccale des Ciliés Hyménostomes Péniculiens. Il peut être formé par un nombre variable de cinéties, généralement de trois à huit. Les cinétosomes qui le constituent ne sont pas équipés de leurs dérivés ectoplasmiques classiques. Seule la cinétie droite possède des fibres postciliaires et marque en même temps le côté droit du peniculus. Pour cette raison, elle peut être utilisée pour distinguer deux peniculus voisins d'autant plus qu'elle est très souvent accompagnée par une série de sacs parasomaux qui occupent les intervalles laissés libres

entre les fibres postciliaires qui lui sont associées; la présence de ces fibres postciliaires permet l'orientation et la lecture du peniculus selon la manière classique utilisée pour les cinéties isolées. Le peniculus est donc un ensemble de cinéties alignées côte à côte et parallèle à l'axe longitudinal de la cavité buccale.

Tout peniculus est accompagné par un "complexe" de réseaux microfibrillaires associés : réseau superficiel, réseau moyen et réseau profond tous d'origine cinétosomienne.

Cette origine est essentiellement localisée dans la zone proximale des cinétosomes. Dès leur naissance, ces réseaux prennent des directions variées et assurent des relations étroites entre les cinétosomes d'un peniculus voisin, ou entre les peniculus voisins.

Le réseau moyen est composé de microfibrilles qui assurent exclusivement les liaisons intercinétosomiennes à l'intérieur d'un seul peniculus sans jamais le dépasser.

Le réseau superficiel, produit latéralement par les cinétosomes de la seule cinétie droite au niveau des fibres postciliaires, remonte vers la surface et entoure tous les cinétosomes au niveau de la plaque terminale. Il entre alors en relation avec le réseau superficiel du peniculus voisin.

Le réseau profond, est composé de microfibrilles issues de tous les cinétosomes du peniculus, qui se réunissent pour former un ensemble plus ou moins éloigné de la base des cinétosomes et plus ou moins organisé. Cet ensemble entre en rapport avec ses homologues des autres peniculus et déborde en-dehors du champ péniculien dans la paroi non ciliée de la cavité buccale. Ainsi, ce réseau relie directement en profondeur les peniculus voisins.

Nous pensons avoir ainsi résumé et mis en évidence les principaux caractères du peniculus. Il est important de signaler que malgré quelques variations de structure, le peniculus ne doit pas être considéré uniquement du point de vue de la disposition des rangées ciliaires, mais comme formant un ensemble homogène avec les différents réseaux microfibrillaires et les dérivés cinétosomiens qui lui sont associés. Cet ensemble se retrouve chez toutes les espèces observées et nous paraît être caractéristique des Hyménostomes Péniculiens. Nous donnons donc un schéma général (Figure n° 6) que nous considérons comme représentant le peniculus le plus simple. Pour constituer l'ensemble de deux ou trois peniculus généralement existants, il suffit de répéter 2 ou 3 fois ce schéma et de relier chaque unité par les réseaux microfibrillaires profonds. Les variations constatées chez certaines espèces pourront être de même facilement figurées en rapprochant le réseau profond de la base des cinétosomes ou en modifiant en partie soit la structure des deux autres (Figure n° 5), soit la répartition des sacs parasomaux.

Ceci nous amène à expliquer le cas de Lembadion lucens. De Puytorac (1967) pensait qu'il s'agissait "de la juxtaposition de deux peniculus comme cela s'est réalisé chez Urocentrum turbo", ce qui donnerait alors deux peniculus à quatre cinéties chacun.

En fait, en se rapportant aux caractéristiques que nous venons de donner, Lembadion lucens ne possède qu'un seul peniculus à huit cinéties dont seule la plus à droite est bordée à la fois par des fibres postciliaires et des sacs parasomaux, tandis que la plus à gauche est séparée du territoire somatique par un autre alignement de sacs parasomaux (Figure n° 4).

Chez certaines espèces (Paramecium, Faurella, Neobursaridium, Turaniella), la troisième structure ciliaire est le quadrulus. Le problème est de savoir si le quadrulus est l'homologue du peniculus. En s'appuyant sur les caractéristiques du peniculus que nous

venons de donner, il sera possible de le déclarer tel si on retrouve dans ce constituant de la ciliature buccale de certains Péniculiens le même agencement qui caractérise le peniculus, et cela, malgré la disposition particulière des cinéties qui le constituent. Les figures présentées par Schneider (1964 a, p. 206, fig. 9 a) et Jurand et Selman (1969, p. 112, fig. 3) retiennent notre attention sur un point important : une seule des quatre cinéties du quadrulus possède des cinétosomes auxquels sont annexées des fibres tubulaires. Ces fibres tubulaires présentes aussi le long des rangées droites des deux premiers peniculus, occupent la même position que les fibres postciliaires qui servent à la fois à délimiter deux peniculus voisins et à déterminer leur cinétie la plus à droite. Nous avons vu que le critère "fibres postciliaires" constant dans les peniculus, était un élément sûr pour caractériser le peniculus. Dans ce cas et d'après ces données, le quadrulus serait bien homologue d'un peniculus qui aurait dissocié ses cinéties. Il faudrait donc étudier minutieusement le quadrulus chez les Péniculiens qui en possèdent, en utilisant pour cela une série de Ciliés qui comprendrait : Stokesia vernalis, Paramecium aurelia, Faurella thermalis, Neobursaridium gigas et Turaniella vitrea. Cette étude vérifierait cette hypothèse en montrant aussi l'existence des différents réseaux reconnus. Encore faut-il préciser que chez Turaniella vitrea (Didier, Iftode et Versavel 1970), nous avons vu que le réseau superficiel comme le réseau profond se prolongent pour encadrer les cinétosomes du quadrulus auxquels ils sont intimement associés. De plus, durant la morphogénèse, ces trois structures ciliaires ont une même origine qui est soit la parorale (Roque 1961 a), soit une cinétie somatique stomatogène (Iftode, Versavel et Didier 1970).

Il est donc possible de bien caractériser le peniculus. Nous n'avons pas repris la discussion des différents chapitres consacrés par Canella (1970) à cette question. Nous estimons par les observations précédentes avoir démontré, contrairement aux allégations de l'auteur, l'unité de structure du peniculus tant chez les Paramécies que chez les Frontonia, Disematostoma, Faurella, Urocentrum et Turaniella. Un problème se pose cependant : le peniculus, caractéristique des Péniculiens, est-il structuralement différent de la membranelle trouvée chez les Tétrahyméniens, par exemple ? Pour répondre à cette question, nous avons réuni les connaissances antérieures sur les membranelles et réexaminé nous-même les membranelles de Tetrahymena pyriformis, Tetrahymena patula et Tetrahymena vorax.

Nos connaissances sur l'ultrastructure buccale du genre Tetrahymena nous ont été principalement apportées par Metz et Westfall (1954), Miller et Stone (1963), Nilsson et Williams (1966), Howard, Bushe et Corliss (1966), Williams et Luft (1968), et Bushe et Corliss (1969). Les observations de ces auteurs ont porté essentiellement sur Tetrahymena pyriformis, Tetrahymena patula et Tetrahymena vorax qu'ils ont étudiés soit sous leur forme macrostome soit microstome. La zone des membranelles présente de grandes analogies avec le peniculus. En effet, comme chez celui-ci, nous retrouvons ce que nous appelons le réseau superficiel qui forme ici ce que Nilsson et Williams (1966) nomment "fused pellicular plateform" toujours en relation par de très fines desmoses avec la partie distale des cinétosomes comme c'est le cas pour le réseau superficiel de Turaniella vitrea. Se retrouvent aussi les liaisons proximales entre les cinétosomes à l'intérieur de la membranelle identiques quant à leur position et leur rôle au réseau moyen du peniculus. Enfin, une seule cinétie possède des fibres postciliaires et la répartition des sacs parasomaux est du même type que celle de Turaniella vitrea.

En considérant uniquement ces caractères, la différence entre peniculus et membranelle serait inexistante si ce n'est, d'une part l'orientation générale par rapport à l'axe antéro-postérieur du corps et d'autre part le nombre de rangées ciliaires qui peut être très grand dans un peniculus et qui, dans la membranelle, semble se limiter en général à

Figure n° 6 - Représentation schématique d'un peniculus : l'unité de structure de l'infraciliature buccale des Hyménostomes Péniculiens (quatre cinéties seulement sont représentées ici).

Abréviations :

CA : couche alvéolaire
EP : épiplasme
RM : réseau moyen
RS : réseau superficiel
RP : réseau profond
PC : fibres postciliaires
SP : sac parasomal
TR (RP) : tractus microfibrillaire du réseau profond
TR (RS) : tractus microfibrillaire du réseau superficiel.

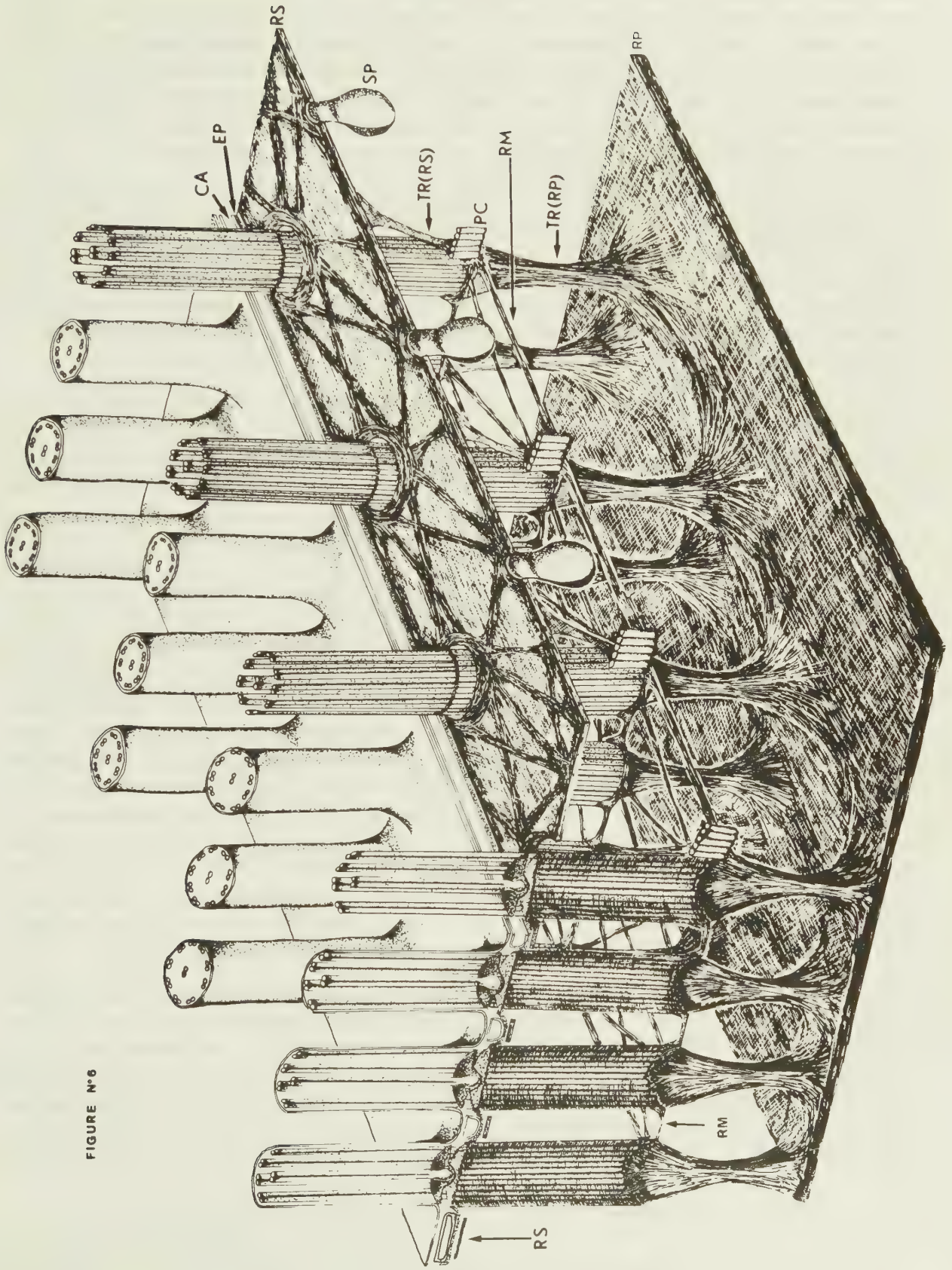


FIGURE N°6

trois ou quatre chez les Tetrahymena tout au moins. Dans les caractéristiques du peniculus. nous avons insisté sur les rapports étroits existant entre les cinétosomes et les réseaux microfibrillaires qui en sont issus, de façon à montrer que le peniculus n'est pas seulement un ensemble de rangées ciliaires mais qu'il doit être considéré comme une unité structurale composée de rangées ciliaires associées à un système complexe de dérivés intracytoplasmiques. Parmi ces dérivés et les rapports que nous leur connaissons, plusieurs se retrouvent dans la membranelle mais d'autres apparaissent comme étant particuliers au peniculus des Hyménostomes Péniculiens, et pourraient faire la différence.

En effet, dans les membranelles de Tetrahymena pyriformis, Tetrahymena patula et Tetrahymena vorax, les auteurs mentionnent l'existence de connections entre les membranelles. Nous avons retrouvé ces connections mais elles ne se présentent pas sous le même aspect que celles que nous avions observées chez les Péniculiens. Chez ces Tétrahyméniens, les liaisons qui nous intéressent ont été reconnues et décrites par Metz et Westfall (1954), puis précisées et codifiées par Miller et Stone (1963), Nilsson et Williams (1966) et Williams et Luft (1968).

Ces auteurs avaient remarqué que les membranelles n'étaient pas alignées sur un même niveau et qu'elles étaient reliées entre elles par un système de liaisons. Ces liaisons mettent en relation les membranelles entre elles d'une part et l'ensemble des membranelles avec la membrane ondulante d'autre part. Ce sont les premières inventoriées par Nilsson et Williams (1966) qui nous intéressent. Ces auteurs les avaient remarquées parce qu'elles mettent en contact successivement la première membranelle (M1) avec la seconde (M2) et la seconde avec la troisième (M3). Ils les ont appelées "membranelles connectives" et désignées sous le sigle de MC. Ces connections réunissent cinétosomes à cinétosomes les cinéties qui se font vis-à-vis de deux membranelles voisines (Williams et Luft 1968). Dans l'ensemble formé par les trois membranelles, la troisième cinétie de la membranelle (M1) est rattachée à la première cinétie de la seconde (M2) et la troisième cinétie de cette dernière relie la première de la troisième membranelle (M3). L'origine et le cheminement de ces liaisons se distinguent très nettement sur les figures de Miller et Stone (1963), Williams et Luft (1968) chez Tetrahymena pyriformis et Tetrahymena patula ainsi que chez Tetrahymena vorax (Didier, observations personnelles). Ces liaisons ont l'aspect de fibres tubulaires noyées dans un matériau fibreux. Elles naissent et se fixent latéralement sur la partie la plus basse de la zone proximale des cinétosomes des seules cinéties qu'elles mettent en relation (Williams et Luft 1968). Dans cet ensemble, seuls les cinétosomes des cinéties qui se font face sont intéressés par ces liaisons. A l'intérieur de deux membranelles voisines, les autres cinétosomes n'entretiennent entre eux que des liaisons proximales de même type que celles qui constituent le réseau moyen de nos Péniculiens.

Une différence apparaît donc entre le peniculus des Péniculiens et la membranelle des Tétrahyméniens, malgré de nombreuses analogies de structure. Cette différence se manifeste dans le processus de liaison entre les membranelles. Nous en retiendrons le principe général qui consiste dans le cas de deux peniculus voisins à relier ces derniers par l'intermédiaire d'un matériau structuré, élaboré successivement par tous les cinétosomes des peniculus concernés tandis que pour les membranelles, la liaison se fait directement entre deux cinéties préférentielles dont les cinétosomes sont unis chacun avec leur vis-à-vis.

Dans la comparaison que nous venons de faire entre membranelle et peniculus, la position, l'origine et la nature de ces liaisons nous paraissent déterminantes pour caractériser les plus importantes structures ciliaires de la cavité buccale des Tétrahyméniens et des Péniculiens. Le problème de cette variation dans les relations entre membranelle

et peniculus avait été posé par Pitelka (1969) qui avait opposé aux résultats de Nilsson et Williams (1966) nos connaissances sur Paramecium. En étendant nos observations à une série assez complète d'Hyménostomes Péniculiens, en nous appuyant sur les données que nous possédions sur les Tetrahymena et que nous avons vérifiées, nous pensons que le litige présenté par les deux structures particulières à deux sous-ordres différents peut être réglé en ne considérant pas les membranelles et les peniculus individuellement, mais en les englobant chacun dans un ensemble structural étroitement lié à un environnement de dérivés ectoplasmiques et intracytoplasmiques qui leur sont propres. Signalons à ce sujet que récemment, Albaret (1970) a trouvé, parmi les connections existant dans les membranelles de Nyctotherus mauriesi, des liaisons qui rappellent par leur position et leur relation avec les cinétosomes celles que nous connaissons chez les Tetrahymena.

Le peniculus, défini par les caractéristiques structurales, présentes dans les organelles ciliaires des Péniculiens, peut-il exactement se retrouver chez d'autres groupes d'Infusoires où ce terme a été utilisé (Thigmotriches : "the peniculus-like formation") ? De même la membranelle, définie par les caractéristiques structurales présentes chez les Tétrahyméniens, se retrouve-t-elle exactement semblable chez les Spirotriches ? Il n'en est probablement pas ainsi, car des fibres tubulaires assimilées à des fibres transverses ont été montrées chez Spirostomum (Daniel et Mattern 1965), Blepharisma (Kennedy 1965) et Stentor igneus (Grain inédit). L'existence de fibres transverses et des liaisons dans les membranelles d'espèces autres que les Tetrahymena élargit la controverse que nous avons limitée aux seuls Tétrahyméniens et Péniculiens entre lesquels il serait possible de faire une petite différence. On peut se demander si les règles de la nomenclature ne nous font pas appeler dans certains cas "membranelle" ce qui comme pour un peniculus, pourrait être une "cinétie polymérisée". Il serait maintenant nécessaire d'étudier de très près l'ultrastructure de telles cinéties et de leur suite complète de dérivés intracytoplasmiques de façon à ce qu'elles caractérisent un groupe de Ciliés non pas par un lot commun de structures mais plutôt par l'adjonction ou la perte de caractères particuliers.

Dans ce cas, la présence de peniculus ou de membranelles aurait une importance plus réduite dans les discussions phylogénétiques comme le dit de Puytorac : "le phénomène de polymérisation pourrait aboutir à des structures analogues par seule convergence".

CHAPITRE III.

LA PARORALE ET LA ZONE DES CRETES.

Chez Paramecium aurelia ou Paramecium caudatum, la "membrane parorale" est la quatrième structure ciliaire buccale, elle est située sur la paroi droite de la cavité buccale. Son rôle dans les processus de stomatogénèse chez de nombreux Hyménostomes Péniculiens a été démontré par Roque (1961 a) qui préférait employer dans tous les cas le terme de "cinétie parorale". Elle est présente chez toutes les espèces étudiées, mais son trajet quelquefois très sinueux, sa longueur très variable, sa position très proche de la "cinétie vestibulaire" la plus profonde (quand celle-ci existe), rendent son observation délicate.

Hormis les travaux de Schneider (1964 a), de Pitelka (1963 a-1968) et de Jurand et Selman (1969) sur Paramecium caudatum, Paramecium aurelia ou Paramecium multimicronucleatum, nous ne possédons que très peu de renseignements détaillés concernant l'ultrastructure de la "cinétie parorale" des Hyménostomes Péniculiens. Or, cependant ces dernières années, de nombreux travaux effectués sur divers Protozoaires ciliés, ont montré tout l'intérêt que les différents auteurs portent aux homologies des constituants de la ciliature buccale des représentants des divers ordres et aux incidences qui en résultent sur la systématique des Infusoires. Après les remarques de Noirot-Timothée et Lom (1965), Small (1967), Noirot-Timothée (in Grain 1968) et Lom, Corliss et Noirot-Timothée (1968), il nous a paru opportun de réunir le maximum de renseignements possibles sur l'ultrastructure de la "cinétie parorale" des Hyménostomes Péniculiens.

A - POSITION.

1. Cas général.

Toutes les observations réalisées en microscopie photonique confirment la position de la "cinétie parorale". A la droite de la cavité buccale, elle est formée par des cinétosomes très serrés, appliqués contre ceux de "la cinétie vestibulaire" la plus profonde (sauf chez Urocentrum et Turaniella). Cette position est la plus couramment rencontrée parmi les espèces que nous avons observées. Les variations constatées portent surtout sur la longueur et le trajet. Parmi les espèces du genre Frontonia, la cinétie parorale de Frontonia parvula (depressa) ne dépasse pas la fosse buccale, celle de Frontonia atra correspond aux trois quarts de la longueur de cette fosse et celle de Frontonia leucas en at-

teint la limite postérieure. Chez toutes les espèces du genre Disematostoma, son tracé reste sensiblement le même. Elle est plus courte chez les Paramécies. Dans deux cas particuliers (Urocentrum et Turaniella), la "cinétie parorale" n'est pas appliquée contre "une cinétie vestibulaire".

2. Cas d'Urocentrum turbo.

Ce qui diffère ici, ce n'est pas la position de la "cinétie parorale" dans la cavité buccale, où elle est toujours implantée sur le côté droit, mais c'est sa juxtaposition avec une plage triangulaire de cinétosomes qui, par sa situation, est à rapprocher des cinéties vestibulaires des espèces précédentes, et qui est désignée sous le terme de "champ vestibulaire" (Roque 1961 a).

3. Turaniella vitrea.

Chez cette espèce, "la cinétie parorale" est toujours située sur le côté droit de la cavité péristomienne. Elle est très longue, sinueuse, composée de cinétosomes espacés et régulièrement disposés. Les premiers sont alignés le long du bord antérieur droit de la lèvre, face au premier peniculus, au-dessus du sommet du quadrulus (Iftode et Versavel 1968; Iftode, Versavel et Didier 1969). Dans son tiers antérieur, "la cinétie parorale" s'incline vers le fond du péristome sous un angle droit, puis dans le second tiers et sous un angle plus ouvert, revient vers le bord de la lèvre sans l'atteindre et va s'arrêter à l'avant de l'extrémité postérieure des peniculus, à un niveau presque équatorial (Iftode, Versavel et Didier 1969). Ce tracé tourmenté, long et sigmoïde n'est guère comparable à celui des cas précédents mais il se rapproche du tracé de la "cinétie parorale" de Philaster digitiformis (de Puytorac, Roque et Tuffrau 1966). De plus, chez Turaniella, "la cinétie parorale" est directement placée à côté d'une cinétie somatique.

Les particularités de sa position et de son cheminement ne facilitent guère son observation, d'autant plus qu'il est très difficile de la mettre en évidence par des procédés classiques d'imprégnation à l'argent; seule la technique du Protargol a pu donner des résultats positifs (Iftode, Versavel et Didier 1969).

B - ULTRASTRUCTURE.

Nous avons abordé l'étude de l'ultrastructure de "la cinétie parorale" des Péniculiens dans le but de répondre aux questions suivantes :

a/ l'infraciliature de "la cinétie parorale" est-elle composée d'une seule rangée ou de deux rangées de cinétosomes ? Ceux-ci sont-ils tous cilifères ?

b/ Quelle est l'orientation des cinétosomes et quelle est la direction véritable de cette "cinétie" ?

c/ Quels sont les rapports des cinétosomes entre eux ? Possèdent-ils des dérivés intracytoplasmiques aussi importants que ceux du peniculus ?

Cette étude s'est révélée relativement aisée chez des formes telles que les Frontonia et les Disematostoma, beaucoup moins chez les Paramécies, Urocentrum turbo et Turaniella vitrea; cette difficulté est liée au fait que les observations doivent être effectuées avant tout sur des coupes tangentielles aux cavités buccales, qui permettent ainsi d'obtenir le maximum de sections transversales des cinétosomes sur la plus grande longueur possible et ensuite sur des coupes perpendiculaires à la cavité buccale permettant d'étudier ces mêmes cinétosomes sur des sections longitudinales totales.

1. Ultrastructure de "la cinétie parorale" de Frontonia et Disematostoma.

a/ La "cinétie parorale" est sensiblement identique dans toutes les espèces des genres Frontonia et Disematostoma étudiées. Elle est représentée par deux rangées de cinétosomes disposés en quinconce. La plus interne des deux rangées est la rangée gauche, la plus externe qui longe la première "cinétie vestibulaire" est la rangée droite (Pl. XXIII, fig. 1; Pl. XIX, fig. 1).

Dans chacune de ces rangées, l'espacement des cinétosomes est régulier et la distance entre les centres de deux cinétosomes successifs est identique (1500 Å environ). Dans l'une comme dans l'autre rangée, cet écartement est sensiblement égal à la moitié de la distance qui sépare les cinétosomes antérieurs de deux paires successives de la première cinétie vestibulaire toute proche (Pl. XVIII, fig. 1).

La distance entre les deux rangées de cinétosomes paraît être la même sur toute la longueur de la "cinétie".

On remarque cependant sur des sections transversales de grandes portions de "cinétie parorale", que l'espace qui sépare les deux rangées de cinétosomes (Pl. XVIII, fig. 1) est assez conséquent au niveau de la partie distale des cinétosomes, et beaucoup plus réduit près de la zone proximale, car les cinétosomes des deux rangées forment entre eux un angle aigu de 20 à 30° (Pl. XVIII, fig. 2 et 3).

Toutes les sections de la "cinétie parorale" qui pourront intéresser successivement les zones distales et proximales des cinétosomes présenteront des écarts entre ces derniers qui iront en se réduisant au fur et à mesure que l'incidence des coupes s'enfoncera dans le cytoplasme. De ces premières observations, il faut retenir la dualité de la "cinétie parorale", la disposition en quinconce des cinétosomes des deux rangées qui la composent et leur implantation particulière en V.

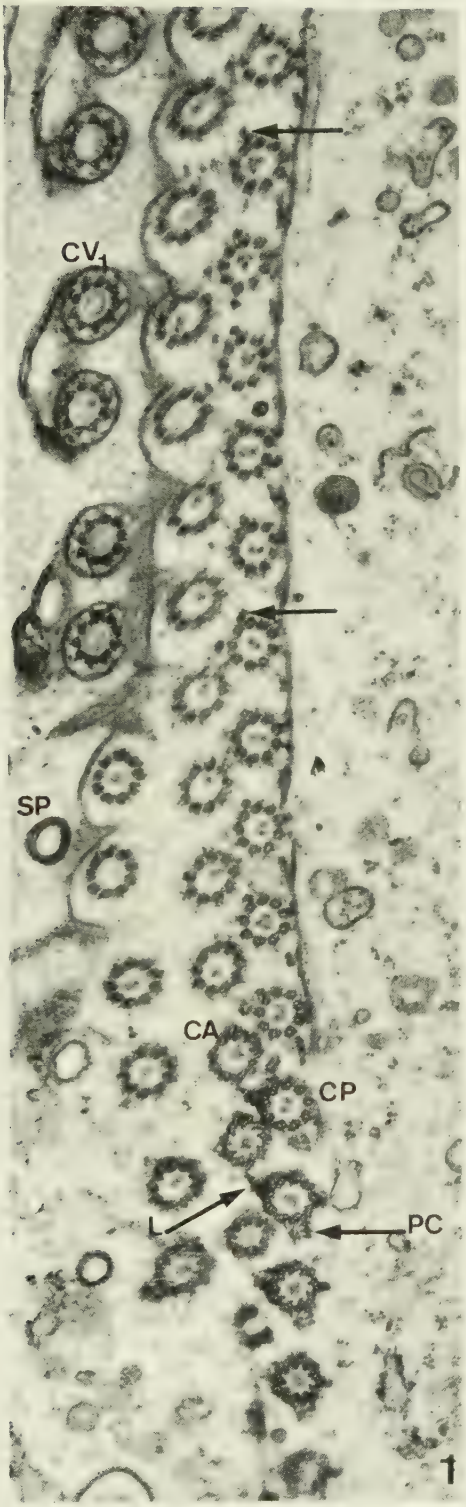
Seuls les cinétosomes de la rangée la plus externe (rangée de droite) portent un cil typique tandis que ceux de la rangée interne (rangée gauche) restent non cilifères (Pl. XVIII, fig. 2 et 3). Les cinétosomes non cilifères de la rangée interne n'atteignent pas la membrane unitaire externe; ils s'arrêtent sous la membrane interne qui délimite les importantes cavités de la couche alvéolaire persistant encore dans ce secteur (Pl. XVIII, fig. 3). Ils possèdent leur plaque terminale que l'on distingue nettement ainsi que l'épiplasme qui s'y raccorde et qui se prolonge sous la membrane interne des alvéoles. Ils sont par contre dépourvus de septum, mais, ont conservé la portion comprise entre la plaque terminale et le septum (comparer avec le cinétosome cilifère voisin (Pl. XVIII, fig. 3). Leur extrémité distale est donc recouverte par la membrane interne alvéolaire.

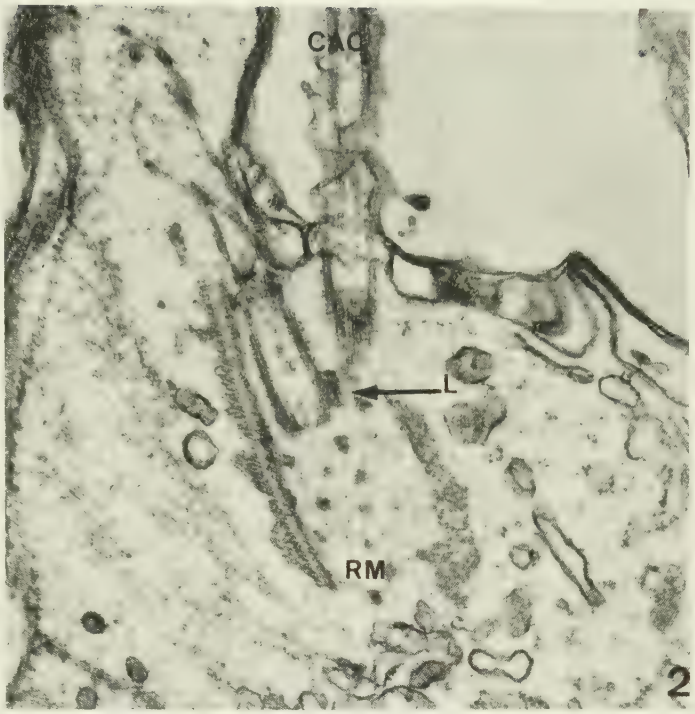
PLANCHE XVIII.

Fig. 1 - Disematostoma colpidioïdes.
(X 28 000).
Coupe tangentielle oblique dans la région des cinéties vestibulaires (CV_1) et de la parorale. On distingue les cinétosomes en quinconce formant à priori deux rangées parallèles. On remarquera les cinétosomes postérieurs (CP) dont les triplets 9 sont prolongés par un alignement de microtubules : les fibres postciliaires (flèche PC). Les cinétosomes antérieurs diagonalement opposés (CA) ne possèdent ni fibres transverses ni fibres postciliaires. Il en est de même pour les fibres cinétodesmales. Dans la région proximale on remarque, dépassant légèrement la structure en "roue de char" les desmoses triangulaires à structure périodique (flèche L), s'appuyant sur les triplets des cinétosomes antérieur et postérieur qu'elles relient entre eux à ce niveau. On peut aussi distinguer, après avoir orienté les cinétosomes grâce aux fibres postciliaires, dans le secteur antérieur gauche des cinétosomes postérieurs (CP), les sections d'un à deux microtubules occupant la place habituelle des fibres transverses (flèches). Près du triplet 1 des cinétosomes postérieurs, on aperçoit un petit tractus fibreux qui relie ces derniers à une longue bande de même nature qui longe la file des cinétosomes postérieurs. En avant de la parorale est située la première cinétie vestibulaire (CV_1) constituée par une succession de doublets cilifères possédant chacun un sac parasomal (SP) qui est absent près des dyades de la parorale.

Fig. 2 - Frontonia atra.
(X 30 000).
Coupe longitudinale de la parorale, montrant les deux cinétosomes d'une dyade. On remarque que le cinétosome antérieur (CAC) est le seul cilifère. Le sommet de ce cinétosome n'atteint pas la membrane interne de la couche alvéolaire, il est obturé par une ligne dense formant un opercule. On voit d'autre part que les deux cinétosomes ne sont pas parallèles mais que leur implantation se fait sous un angle de 40°. Dans la région proximale des cinétosomes, on remarque la desmose à structure périodique (flèche L) qui s'appuie sur le cinétosome postérieur pour le relier au cinétosome antérieur. Noter ici l'épaisseur de cette liaison qui est légèrement supérieure à la structure "en roue de char" et qui arrive à la hauteur des premiers granules axiaux. Partant directement de la base des deux cinétosomes, le réticulum microfibrillaire (RM) à noeuds de condensation s'enfonce dans l'endoplasme. Remarquer aussi sur le côté du cinétosome postérieur la "côte", coupée obliquement, parallèle au cylindre cinétosomien montrant l'alternance de bandes claires et sombres spécifiques des némadesmes. On notera aussi le contact étroit qui s'établit entre la première bande sombre et le réticulum microfibrillaire à noeuds de condensation (RM).

Fig. 3 - Frontonia depressa (= parvula).
(X 30 000).
Coupe longitudinale de la parorale montrant les mêmes caractéristiques que la figure précédente. La section intéresse à la fois les deux cinétosomes d'une dyade et un des cinétosomes d'une paire de la première cinétie vestibulaire (CV_1). On remarque que le cinétosome postérieur non cilié n'atteint pas la membrane interne de la couche alvéolaire toujours présente ici. Une ligne dense operculise le sommet du cinétosome. En le comparant avec le cinétosome antérieur (CAC), on constate que l'épiplasme (flèche blanche) se poursuit à ce niveau et vient rejoindre le cylindre cinétosomien au-dessous de la plaque terminale. Le réticulum microfibrillaire à noeuds de condensation (RM) est toujours présent et en contact étroit avec la "côte" qui montre bien ici la structure d'un némadesme dont les tubules ont une direction très oblique dès leur naissance.


CV1
SP
CA
CP
L
PC
1


CAC
L
RM
2

CAC
CV1
RM
3

Cette limite distale paraît différente de celle observée dans les autres cinétosomes cilifères d'autres Ciliés; chez le Péritriche : Termitophrya (Noirot-Timothée et Lom 1965), il existe une sorte d'opercule formé de granulations; chez Ichthyophthirius multifiliis (Roque, de Puytorac et Lom 1967) et dans les zones à cinétosomes nus d'Alloiozona (Grain 1966), l'axosome est encore présent et obture le cinétosome.

Une dernière remarque sur l'aspect morphologique de cette "cinétie parorale" est à faire et elle concerne l'implantation du cinétosome non cilifère. Les cinétosomes non cilifères étant surmontés par un alvéole d'un volume important, leur dénombrement devient difficile de même que leur imprégnation argentique. Nous constaterons par la suite que ces difficultés se retrouvent chez d'autres espèces avec quelques variations et qu'elles ont sans doute rendu délicate l'interprétation de cette structure ciliaire.

Ainsi, la "cinétie parorale" des Frontonia et Disematostoma a deux rangées de cinétosomes, l'une ciliée placée à proximité des "cinéties vestibulaires" et l'autre profondément enfoncée dans le cytoplasme.

b/ L'agencement des cinétosomes de la "cinétie parorale" mérite une attention particulière. Nous les avons jusqu'à présent considérés comme alignés sur deux rangées parallèles, avec une disposition en quinconce. Il existe dans l'intervalle séparant les deux rangées de cinétosomes des plages triangulaires constituées par un matériau à structure périodique (Pl. XVIII, fig. 1 et Pl. XIX, fig. 1). Ces plages n'existent qu'à la base des cinétosomes sur une hauteur relativement faible (Pl. XVIII, fig. 2 et 3). Chacune est accolée à un cinétosome non cilifère par sa partie large et elle se rattache à un cinétosome cilifère par son sommet. Elle constitue donc une liaison entre les deux types de cinétosomes et elle réunit un seul cinétosome d'une rangée à un seul cinétosome de l'autre rangée, ce qui fait apparaître des paires de cinétosomes. La "cinétie parorale" est donc formée de paires de cinétosomes qu'il nous faut orienter.

Cette orientation ne peut être connue qu'en étudiant les dérivés ectoplasmiques classiques des paires de cinétosomes et en comparant ces résultats aux données que nous possédons sur les paires de cinétosomes des cinéties somatiques.

Dans une paire de cinétosomes, celui qui appartient à la rangée externe (cilifère) est dépourvu de tout dérivé ectoplasmique. Celui de la rangée interne (nu) possède, comme seul dérivé, un alignement de trois ou quatre microtubules qui sont en relation avec l'un des triplets et qui forment à leur départ un angle de 90° environ avec la paroi du cylindre cinétosomien (Pl. XVIII, fig. 1 et Pl. XIX, fig. 1). Si l'on se réfère à ce que l'on connaît sur les dérivés des paires de cinétosomes somatiques (chapitre premier, figures 2 et 3), il apparaît que les microtubules décelés ici correspondent aux fibres postciliaires du cinétosome nu, de par leur relation directe avec un triplet (les fibres transverses des paires de cinétosomes somatiques de Frontonia et Disematostoma sont parallèles au cinétosome sans contact avec un triplet).

Il est donc possible de dire que dans une paire de cinétosomes de "la cinétie parorale", le cinétosome cilifère est dépourvu de tout dérivé ectoplasmique; le cinétosome nu ne possède ni fibres transverses, ni fibre cinétodesmale, mais seulement des fibres postciliaires. Pourtant, il existe dans le secteur antérieur gauche du cinétosome nu, un ou deux microtubules qui font penser à des fibres transverses par leur situation (nous verrons que dans les autres genres de tels tubules ne sont pas décelables).

Figure n° 7 - Disposition des dyades de cinétosomes dans la parorale de Frontonia depressa (= parvula). Représentation semi-schématique d'après des électronographies où figure aussi "la première cinétie vestibulaire". (Les cinétosomes sont issus de l'extérieur de la cellule).

Abréviations :

1. : "cinétie vestibulaire"
2. : parorale
AV : avant
AR : arrière
CA : cinétosome antérieur d'une dyade
CP : cinétosome postérieur d'une dyade
D : droite
G : gauche
L : liaison intercinétosomienne périodique entre les CA et CP d'une dyade
ND : plaque matricielle du némadesme associé à la parorale
PC : fibres postciliaires
flèche : microtubules situés dans le secteur habituellement occupé par des fibres transverses dans les paires de cinétosomes.

FIGURE N°7

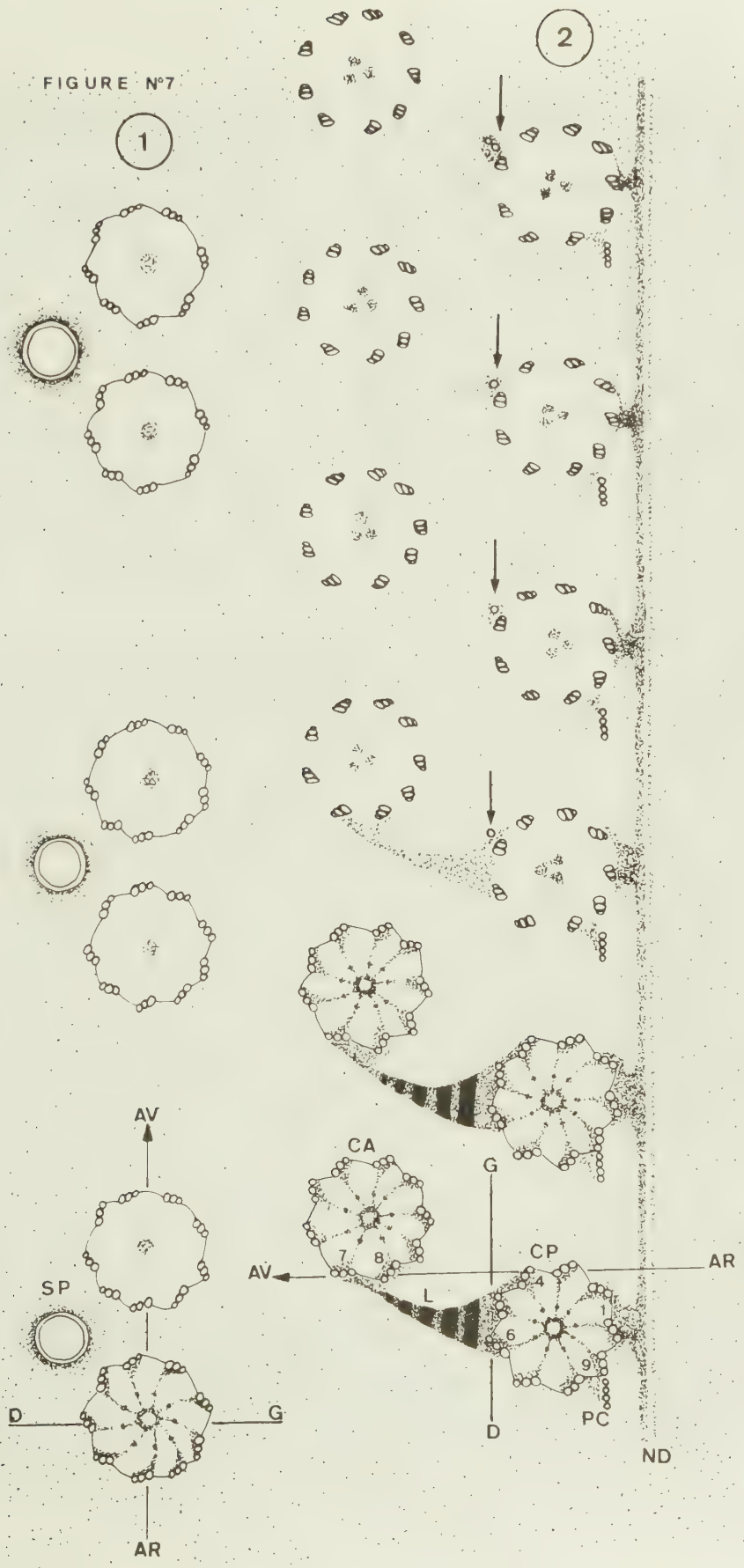


PLANCHE XIX.

Fig. 1 - Frontonia depressa (= parvula).
(X 30 000).
Coupe tangentielle oblique dans la région de la parorale. Comme chez Disematostoma colpidioïdes (Pl. XVIII, fig. 1), on retrouve ici la succession de dyades dont l'organisation est identique. Les desmoses (flèche L) n'ont pas une structure périodique reconnaissable. Le secteur antérieur gauche des cinétosomes postérieurs (CP) est occupé par des microtubules (petites flèches). La première cinétie vestibulaire (CV_1) est toute proche, constituée par des doublets et la parorale est bordée par le grand némadesme en forme de "côte" dont on distingue quelques points d'attache avec les cinétosomes postérieurs. On remarquera aussi les crêtes argyrophiles (CRA) coupées tangentiellement, montrant une double armature de tubules.

Fig. 2 - Paramecium aurelia.
(X 50 000).
Coupe longitudinale d'une dyade. Elle est logée dans une rainure sous un alvéole, les cinétosomes antérieur et postérieur (CA - CP) sont implantés selon un angle de 30 à 40° environ. On remarque ici la liaison (flèche L) entre les deux cinétosomes et l'opercule du cinétosome postérieur qui n'atteint pas la membrane interne de la couche alvéolaire; un seul des deux cinétosomes est cilifère, et leur base donne naissance à un réseau microfibrillaire (RM) où les noeuds de condensation sont très irrégulièrement répartis.

Fig. 3 - Paramecium aurelia.
(X 30 000).
Coupe tangentielle oblique dans la région de la parorale. On peut comparer cette figure à la figure 1. On retrouve ici l'organisation en dyades, avec les cinétosomes antérieurs et postérieurs (CA - CP) ainsi que la liaison (flèche L) microfibrillaire et les fibres postciliaires (flèche PC) annexées au seul cinétosome postérieur. Le réticulum microfibrillaire (RM) est moins développé que dans les exemples précédents et les noeuds de condensation sont rares. Enfin, on notera la zone des cinéties vestibulaires où il est fréquent de rencontrer chez cette espèce des cinétosomes non cilifères (flèches) enfoncés dans le cytoplasme.

CV1
CA
CP
L
CRA
PC
1

CA
CP
L
RM
2

L
CA
CP
PC
RM
3

Il faut aussi remarquer l'absence de sac parasomal au niveau des paires de cinétosomes, d'où une différence très nette avec les paires de cinétosomes des cinéties somatiques.

Pour orienter les paires de cinétosomes de "la cinétie parorale", il faut rappeler que c'est le triplet n° 9 qui est en relation avec des fibres postciliaires, et que celles-ci sont dans le secteur postérieur droit du cinétosome.

Ainsi, le cinétosome nu, porteur des postciliaires, a un axe antéro-postérieur qui est perpendiculaire à l'axe longitudinal de la cinétie parorale. En se reportant aux cinéties somatiques et aux observations de Noirot-Timothée (dans Grain 1969), il est possible de considérer que l'axe antéro-postérieur de la paire de cinétosomes de la parorale est parallèle à l'axe antéro-postérieur du cinétosome nu. Ce cinétosome cilifère est le cinétosome antérieur; le cinétosome nu est le cinétosome postérieur de la paire. Chaque paire est donc une dyade (terme créé par Noirot-Timothée). La "cinétie parorale" n'est donc pas une véritable cinétie puisque l'axe antéro-postérieur des paires de cinétosomes est perpendiculaire à sa direction générale. C'est pourquoi nous proposons de l'appeler non plus "cinétie parorale" mais simplement "parorale".

Ces observations sont identiques à celles que Noirot-Timothée avait effectuées en 1969 (dans Grain 1969) sur la "membrane ondulante" de Trichodinopsis paradoxa. Chaque parorale de Frontonia et Disematostoma est une succession de dyades. Chaque dyade représente un tronçon de cinétie dont l'orientation est ici perpendiculaire au grand axe de la cellule. L'avant de ce segment de cinétie est dirigé vers la "cinétie vestibulaire" voisine, l'arrière est en direction de la cavité péristomienne. Le côté droit se trouve face à la limite postérieure de la cavité buccale et la gauche vers l'extrémité antérieure (Pl. XVIII, fig. 1 et Pl. XIX, fig. 2).

La liaison entre cinétosome antérieur et cinétosome postérieur d'une dyade est assurée par une plage triangulaire à structure périodique qui s'appuie à la fois sur les triplets 6, 5 et 4 du cinétosome postérieur et sur le triplet 8 du cinétosome antérieur. Dans cette association, la ligne joignant le centre des cinétosomes fait un angle d'environ 45° avec l'axe antéro-postérieur de la dyade (Figure 7).

2. Ultrastructure de la cinétie parorale des Paramécies.

Très courte, elle est composée chez Paramecium aurelia d'une quinzaine de cinétosomes, selon Roque 1961 a, de trente deux selon Yusa (1964).

Elle est assez difficile à observer tant sur des coupes tangentielles que longitudinales. Dans les meilleures conditions, il ne nous a été possible d'obtenir que de très petits fragments de cette structure.

Depuis Schneider (1964 a), nous savions seulement que "l'U. M. est formée de deux rangées de cils", et c'est Pitelka (1968) qui a donné les premières images montrant effectivement l'existence de deux types de cinétosomes les uns ciliés, les autres nus, chez Paramecium multimicronucleatum.

A la différence du cinétosome non cilifère des Frontonia et des Disematostoma, celui de Paramecium n'atteint pas ici la membrane interne de la couche alvéolaire qui lui

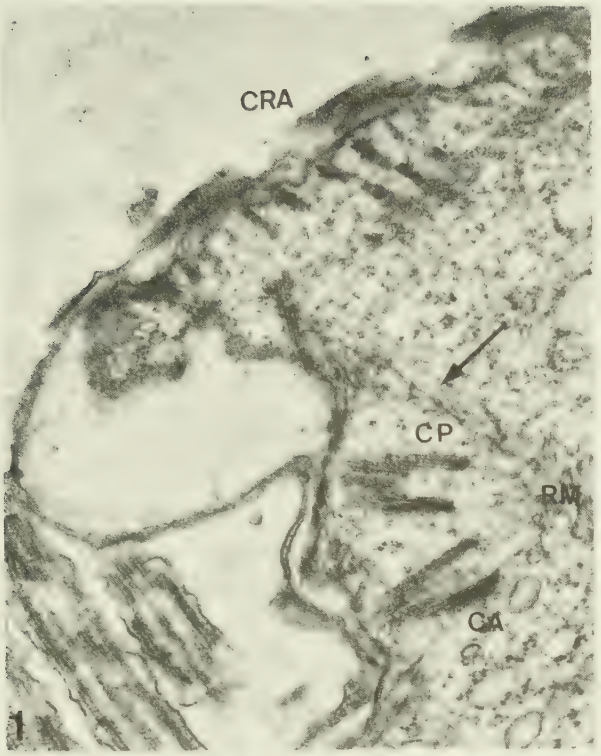
PLANCHE XX.

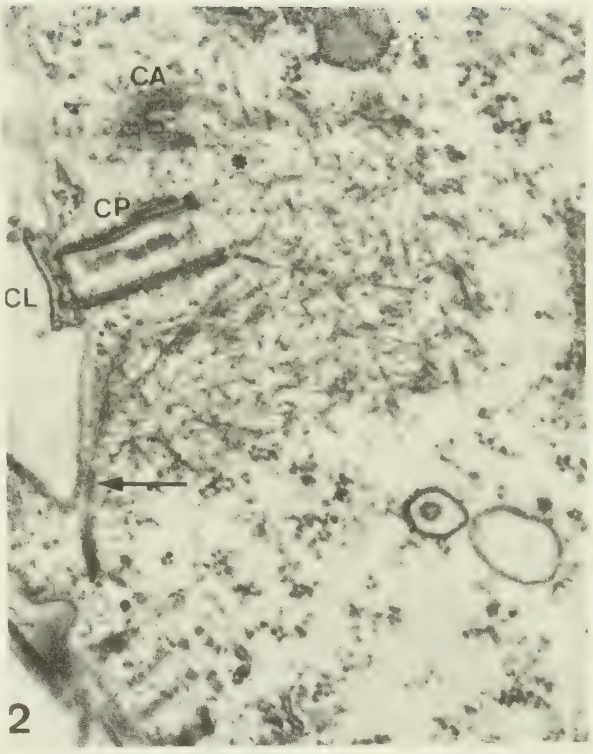
Fig. 1 - Urocentrum turbo.
(X 30 000).
Coupe longitudinale d'une dyade de la parorale. On retrouve ici l'implantation des cinétosomes (CA - CP) selon un angle de 30 ou 40°. Il faut remarquer l'absence de desmose vraie entre ces derniers contrairement à ce qui est observé dans les cas précédents. Un réticulum microfibrillaire sans noeuds de condensation (RM) prend aussi naissance à leur base et va remonter pour entrer en contact avec un réticulum mieux agencé (flèche) qui se développe sous les crêtes argyrophiles (CRA). Noter aussi la présence de la couche alvéolaire au-dessus de la rainure dans laquelle sont logés les cinétosomes.

Fig. 2 - Urocentrum turbo.
(X 36 000).
Coupe longitudinale dans une dyade de la parorale. On reconnaît le cinétosome antérieur (CA) et le postérieur (CP) surmonté de son clapet (CC) nettement différent de ceux des Frontonia, Disematostoma ou Paramecium. Ici, il atteint et dépasse légèrement la membrane interne des alvéoles pour déborder dans l'un d'eux. Le centre des cylindres cinétosomiens est occupé par des granules axiaux qui arrivent presqu'au contact de la structure en "roue de char" de la région proximale. A ce niveau, les tubules périphériques des cinétosomes sont épaissis et servent de point de départ au réticulum microfibrillaire (*). Le réticulum microfibrillaire n'obstrue pas la base des cinétosomes, mais dessine des arceaux microfibrillaires qui passent d'un cinétosome à l'autre sans jamais dépasser leur base. Il constitue ainsi à son origine une liaison entre les deux cinétosomes qui remplace celles que nous avions observées jusqu'à présent dans les autres exemples. On notera aussi (flèche) des fibres postciliaires dépendant du cinétosome postérieur, qui se dirigent vers les crêtes argyrophiles.

Fig. 3 - Cyclidium citrullus.
(X 36 000).
Coupe tangentielle oblique dans la région de "l'haplocinétie". Le même agencement se retrouve ici avec la succession de dyades constituées par des cinétosomes antérieur et postérieur (CA - CP) et les fibres postciliaires associées à ce dernier (flèche PC). On notera surtout ici le mode de liaison entre les cinétosomes. Une première desmose microfibrillaire relie le cinétosome antérieur au cinétosome postérieur d'une dyade (flèche). Prenant appui à la fois sur un triplet dans le secteur droit du cinétosome postérieur d'une dyade, et allant se joindre à la liaison microfibrillaire réunissant les deux cinétosomes d'une autre dyade, on distingue une desmose à structure périodique (flèche) qui forme ainsi avec la précédente un "λ".

Fig. 4 - Cyclidium citrullus.
(X 36 000).
Coupe tangentielle oblique dans la région de "l'haplocinétie" intéressant la partie distale des cinétosomes et le cil du cinétosome cilifère. A ces niveaux, les desmoses ne sont plus visibles. Comme pour les exemples précédents, elles se localisaient dans la partie proximale des cinétosomes. On reconnaît encore les fibres postciliaires (PC) et on repère ainsi les cinétosomes antérieur et postérieur (CA - CP). On remarquera ici la présence des sacs parasomaux (SP) placés entre deux cinétosomes cilifères sur le côté. Ces sacs parasomaux sont reliés à deux cinétosomes antérieurs par des tractus (flèche).


CRA
CP
RM
CA
1


CA
CP
CL
2

CA
CP
PC
3

CP
SP
CA
PC
SP
4

est sus-jacente (Pl. XIX, fig. 2). L'extrémité distale de ce cinétosome est marquée par la plaque terminale au-dessus de laquelle on ne trouve plus aucune autre structure.

Le cinétosome cilifère (Pl. XIX, fig. 3) est implanté dans le cytoplasme de manière à former avec le cinétosome nu le plus proche un angle d'une vingtaine de degrés environ (Pl. XIX, fig. 2). Des coupes tangentielles intéressant de petites fractions de la cinétie parorale nous montrent également la disposition en quinconce des cinétosomes (Pl. XIX, fig. 3) et nous retrouvons aussi des liaisons entre un cinétosome nu et un cilifère (Pl. XIX, fig. 2 et 3). Cette liaison est beaucoup plus discrète que celle observée chez Frontonia et Disematostoma et apparemment différente car nous n'y reconnaissons pas de structure périodique. Elle serait plutôt constituée par des microfibrilles et se localise au niveau de l'extrémité proximale des cinétosomes; la "cinétie parorale" de Paramecium est donc composée de paires de cinétosomes.

Comme pour Frontonia et Disematostoma, les fibres tubulaires prolongent l'un des triplets du cinétosome nu. D'après ce que nous avons admis pour les deux genres précédents, l'équipement en dérivés cinétosomiens de la paire se limite donc à la seule présence de fibres postciliaires rattachées au cinétosome nu. Il n'y a pas de microtubules dans le secteur antérieur gauche du cinétosome nu (différence avec Frontonia et Disematostoma).

Nous retrouvons donc chez Paramecium la disposition en quinconce qui cache le réel agencement "de la cinétie parorale" en dyades dont l'orientation peut se faire de la même façon que dans les genres Frontonia et Disematostoma, grâce aux fibres postciliaires présentes encore ici. Les variations que nous pouvons retenir par rapport au type précédent sont : l'aspect de l'extrémité distale du cinétosome nu, la nature de la desmose intercinétosomienne, l'absence de microtubules dans le secteur antérieur gauche du cinétosome non cilifère, et le nombre restreint de dyades qui entrent dans la composition de la parorale.

Nous pensons pouvoir désigner ainsi "la cinétie parorale" des Paramécies comme nous l'avons fait pour les Frontonia et Disematostoma et pour les mêmes raisons.

3. Ultrastructure de "la cinétie parorale" d'Urocentrum turbo.

Urocentrum turbo possède dans sa ciliature buccale bordant le champ vestibulaire, "une cinétie parorale" stomatogène (Roque 1961 a). Chez cet unique représentant de la famille des Urocentridae, la situation de "la cinétie parorale" nous a posé de nombreux problèmes. Toutes les images que nous avons pu obtenir n'ont pu nous la présenter que sur des sections longitudinales. Si nous ne pouvons donner autant de renseignements que pour les cas précédents en ce qui concerne la disposition apparente en quinconce des cinétosomes, par contre il nous est possible de distinguer les deux types de cinétosomes (cilifère et nu) (Pl. XX, fig. 1). Les cinétosomes nus sont toujours implantés sous un alvéole important (Pl. XX, fig. 1 et 2). Le cinétosome non cilifère et son voisin cilifère forment un angle de 40° environ. Si dans les observations précédentes le cinétosome non cilifère atteignait sans la dépasser la membrane interne de la couche alvéolaire, celui d'Urocentrum turbo présente un système de fermeture différent (Pl. XX, fig. 2). Dans sa partie distale, on distingue la plaque terminale qui s'appuie sur les triplets périphériques, surmontée par une ligne de granulations qui forme un premier opercule.

L'extrémité distale du cinétosome est recouverte par la membrane interne de l'alvéole sus-jacent qui est légèrement soulevée par le cinétosome et le recouvre donc

étroitement. Cette membrane constitue donc au-dessus du premier opercule un bouchon dont le diamètre est un peu supérieur à celui du cinétosome (Pl. XX, fig. 2). A la différence des paires de cinétosomes des Frontonia, des Disematostoma et des Paramécies, on ne distingue pas ici de liaisons entre cinétosomes cilifères au niveau de leur région latérale proximale. Par contre, à l'extrémité proximale des triplets des deux types de cinétosomes prend naissance un faisceau de microfibrilles qui relie entre eux et en profondeur tous les cinétosomes de "la cinétie parorale".

Si les figures que nous avons obtenues ne nous permettent pas comme pour Frontonia, Disematostoma et Paramecium d'observer les cinétosomes et leurs dérivés sous un angle favorable, nous pouvons néanmoins distinguer quelquefois les fibres postciliaires associées aux seuls cinétosomes nus (Pl. XX, fig. 2), ce qui nous incline à penser que "la cinétie parorale" est bâtie sur le même type que celui déjà trouvé chez Frontonia et Disematostoma, c'est-à-dire formée d'une succession de dyades (il manque cependant les desmoses directes dans chaque dyade).

4. Cas de "la cinétie parorale" de Turaniella vitrea.

Passant sous la lèvre droite de la cavité péristomienne "la cinétie parorale" très longue et sinueuse est composée de cinétosomes espacés et régulièrement disposés (Iftode et Versavel 1968; Iftode, Versavel et Didier 1969). Son tracé très tourmenté rend son observation difficile, d'autant plus que seules les colorations au protargol permettent de la révéler. Les séries de coupes réalisées dans la cavité buccale à l'état quiescent nous montrent certaines portions de cette structure qui paraît être en partie cilifère (Iftode, Versavel et Didier 1969).

En microscopie électronique, nous avons retrouvé épisodiquement cette structure; le plus souvent dans le tiers antérieur de sa course, face au quadrulus (Pl. XXI, fig. 2). Nous n'avons pu distinguer que des cinétosomes non ciliés, ce qui apparaît être en désaccord avec les observations de microscopie photonique (Iftode, Versavel et Didier 1969). Ces cinétosomes nus sont enfoncés dans le cytoplasme et n'atteignent pas la membrane interne de la couche alvéolaire, contrairement à ce qui se passe chez Urocentrum turbo. Entre cette membrane et l'extrémité distale de ce cinétosome, nous trouvons une épaisse strate microfibrillaire (Didier, Iftode et Versavel 1969) qui la recouvre et qui probablement empêche l'imprégnation argentique. La partie distale du cylindre cinétosomien comporte simplement la pièce terminale surmontée par une ligne granuleuse qui s'appuie sur les triplets périphériques sans les dépasser et assure ainsi la "fermeture" du cinétosome (Pl. XXI, fig. 2). Dans ce cas particulier, les renseignements que nous possédons sont encore fragmentaires et doivent être complétés afin de pouvoir préciser si "la cinétie parorale" est bien composée de dyades ayant la même structure et la même orientation que celles que nous avons vues jusqu'à présent dans les autres genres.

Nous constatons que, chez les Péniculiens étudiés (à l'exception de Turaniella où nous manquons de preuves), la structure ciliaire qui a été appelée, selon les espèces ou les auteurs, "membrane ondulante", "membrane adorale", "cinétie parorale" et que nous appellerons désormais parorale présente une homogénéité de structure. Elle est constituée d'une succession de dyades (que l'on peut assimiler à des tronçons de cinéties) dont l'axe antéro-postérieur est perpendiculaire à la direction de la parorale.

5. Comparaisons avec d'autres Hyménostomes.

A côté des Péniculiens, les autres Hyménostomes ont dans leur ciliature buccale soit une membrane ondulante (U. M.) soit une haplocinétie placée sur la paroi droite de la cavité buccale. Il est intéressant de comparer cette organelle avec la parorale des Péniculiens.

a/ U. M. de Tétrahyméniens.

Miller et Stone (1963) et Nilsson et Williams (1966) ont montré que l'U. M. de Tetrahymena patula et de Tetrahymena pyriformis est formée de deux rangées de cinétosomes en quinconce (les plus externes ciliés, les autres nus). Bushe et Corliss (1968) décrivent la même organisation dans les formes macrostomes de Tetrahymena vorax. En reprenant l'étude de la membrane ondulante (U. M.) de Tetrahymena vorax, nous avons retrouvé ces caractéristiques, mais nous avons pu en outre reconnaître les fibres postciliaires des cinétosomes nus, ainsi que des liaisons entre cinétosomes ciliés et non ciliés, ce qui nous a permis de conclure que l'U. M. est composée de dyades, orientées de la même façon que celles de la parorale des Péniculiens.

Quelques différences cependant existent au niveau des liaisons intercinétosomiennes.

Les desmoses entre les deux cinétosomes d'une dyade sont microfibrillaires sans aucune trace d'organisation périodique. En plus, des tractus de même nature assurent une relation entre le cinétosome antérieur d'une dyade et le cinétosome postérieur de la dyade précédente (Pl. XXI, fig. 1). Ces liaisons semblent donc plus développées dans l'U. M. que dans la parorale. D'autre part, dans l'U. M. de Tetrahymena vorax, on peut reconnaître des sacs parasomaux accompagnant "la rangée" de cinétosomes cilifères ce qui n'est pas le cas chez les Péniculiens (Pl. XXI, fig. 1). D'ailleurs, certaines images de Miller et Stone (1963) sur Tetrahymena pyriformis permettent de distinguer la présence de tels sacs parasomaux.

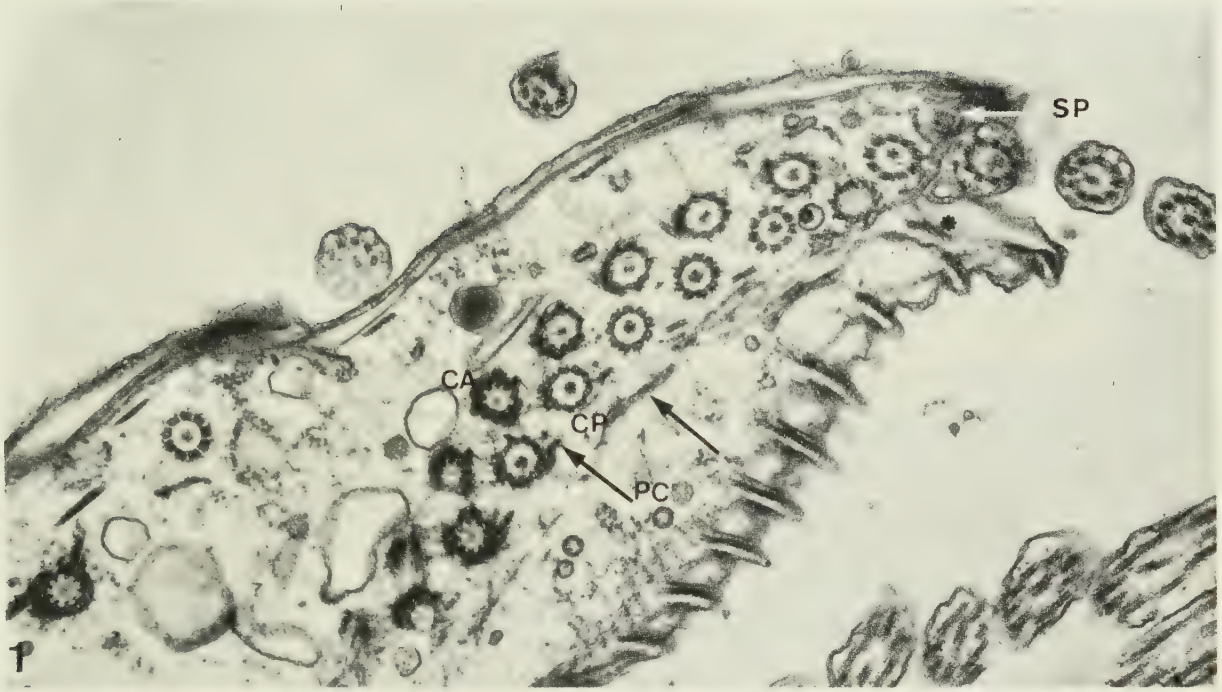
b/ Haplocinétie de Cyclidium citrullus.

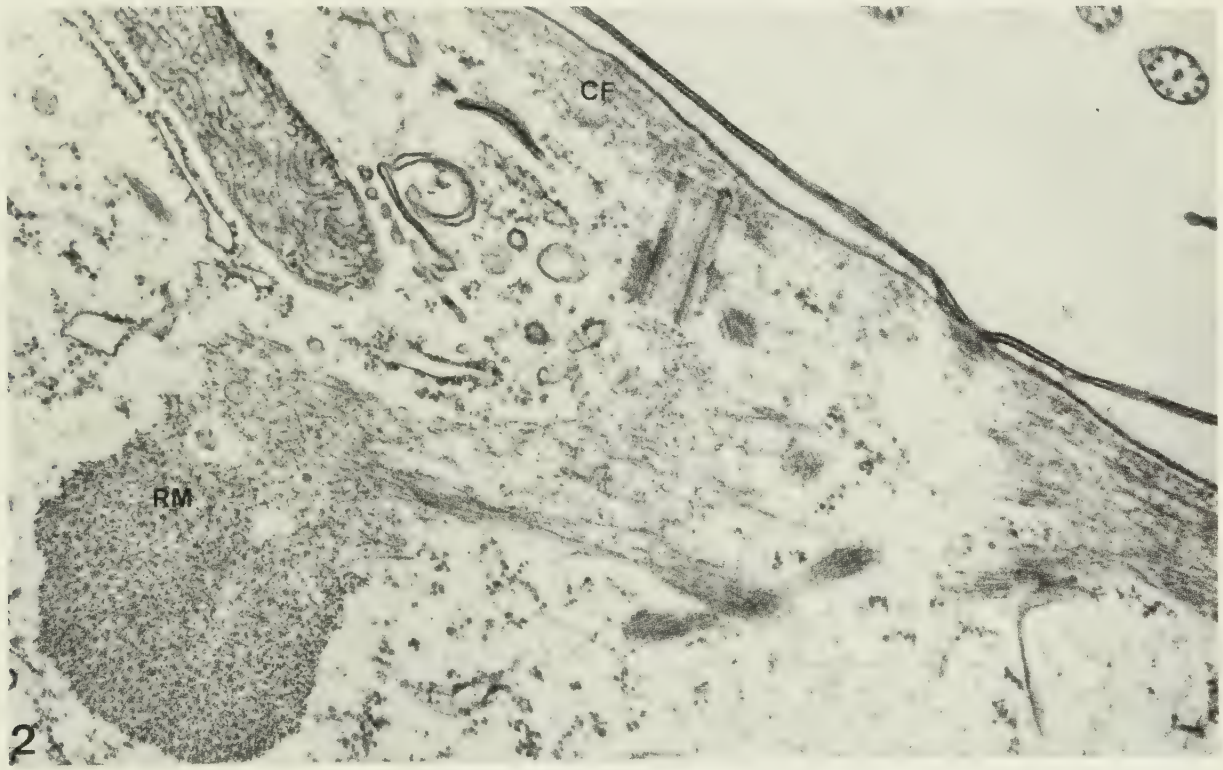
Chez Cyclidium citrullus, la structure homologue de l'U. M. est appelée "l'haplocinétie". La comparaison devient ici très intéressante car il faut se rappeler que cet Infusoire était considéré comme un Hyménostome Pleuronémien et qu'il a été depuis incorporé dans les Scuticociliatida par Small en 1968. "L'haplocinétie" apparaît encore ici composée de deux rangées de cinétosomes en quinconce, les plus externes cilifères et les autres nus (Pl. XX, fig. 4). Dans la zone proximale des cinétosomes non cilifères et dans le prolongement du triplet 9, on distingue nettement l'alignement des fibres postciliaires microtubulaires (Pl. XX, fig. 3). Cette haplocinétie comme l'U. M. des Tetrahymena et la parorale des Péniculiens est composée de dyades dont les cinétosomes antérieurs et postérieurs sont réunis par de fines desmoses microfibrillaires (Pl. XX, fig. 3). De plus, le cinétosome de chaque dyade est relié à la desmose microfibrillaire de la dyade suivante par une liaison de structure périodique. Ainsi chaque dyade est en liaison avec ses voisines. L'ensemble des liaisons à l'intérieur d'une dyade et entre deux dyades successives dessine une figure en "λ" (Pl. XX, fig. 3).

PLANCHE XXI.

Fig. 1 - Tetrahymena vorax.
(X 36 000).
Coupe tangentielle oblique dans la région de "la membrane ondulante" (U. M.). On reconnaît toujours la même organisation, les cinétosomes antérieur et postérieur (CA - CP) et les fibres postciliaires (flèches PC) annexées aux cinétosomes postérieurs des dyades et le cinétosome antérieur cilifère. Comme chez Cyclidium citrullus, des sacs parasomaux s'intercalent entre les cinétosomes antérieurs (SP). On remarquera dans les parties proximales et aux niveaux des granules axiaux des cinétosomes des liaisons microfibrillaires très lâches qui relient entre eux les cinétosomes d'une dyade ainsi que le cinétosome antérieur de l'une d'elles au cinétosome postérieur d'une autre. Noter les fibres postciliaires se dirigeant vers le sommet des crêtes (*).

Fig. 2 - Turaniella vitrea.
(X 30 000).
Coupe longitudinale dans la parorale. On ne distingue ici qu'un seul cinétosome non cilifère enfoncé dans le cytoplasme sous une strate microfibrillaire. Son sommet obturé par un opercule n'atteint pas la membrane interne de la couche alvéolaire. Il est surmonté par une couche très dense de microfibrilles (CF). De sa partie proximale, naissent et s'enfoncent dans le cytoplasme des travées microfibrillaires qui vont s'organiser en une plage de réticulum microfibrillaire à noeuds de condensation de conception originale (RM).


SP
CA
CP
PC
1


CF
RM
2

Comme la parorale des Péniculiens et l'U. M. des Tétrahyméniens, "l'haplocinétie" de Cyclidium citrullus est elle aussi formée par une succession de dyades dont les axes antéro-postérieurs sont orientés transversalement par rapport à la direction de l'haplocinétie.

Près de la surface de la cellule chaque cinétosome cilifère est relié à un sac parasomal (Pl. XX, fig. 4).

c/ Discussion.

La parorale des Péniculiens est constituée sur le même modèle que "l'U. M." des Tétrahyméniens et "l'haplocinétie" des "Pleuronémiens". Cependant le système de liaisons est plus développé dans "l'U. M." et "l'haplocinétie" que dans la parorale, puisqu'il y existe des liaisons supplémentaires entre dyades successives.

De plus, alors que les cinétosomes de "l'U. M." et de "l'haplocinétie" sont accompagnés de sacs parasomaux, ceux de la parorale en sont dépourvus.

Des observations sur des structures homologues de la parorale ont été effectuées chez des Holotriches autres que les Hyménostomes.

Chez les Gymnostomes, le genre Brooklynella (Lom et Corliss 1971) montre près de l'ouverture buccale une cinétie circum-orale et une cinétie préorale où l'on reconnaît deux types de cinétosomes : les plus externes cilifères et les plus internes nus auxquels sont associées des fibres postciliaires. Chaque cinétosome cilifère est relié à un cinétosome nu par de très fines microfibrilles. Des sacs parasomaux accompagnent les cinétosomes nus.

Au premier abord, cette organisation rappelle ce que nous avons observé chez les Péniculiens; cependant, comme le signalent Lom et Corliss (1971), la position des fibres postciliaires donc celle du triplet n° 9 du cinétosome nu ne correspond pas exactement au schéma proposé par Noirot-Timothée (dans Grain 1968), puisque le triplet n° 9 se trouve sur l'axe antéro-postérieur de chaque dyade. Ces arguments ne permettent pas de considérer cet agencement comme l'homologue de celui d'une U. M. ou d'une parorale. Cependant, il est intéressant de faire remarquer que déjà chez les Gymnostomes, il existe un essai d'organisation dans la région buccale annonçant celui des parorales et des U. M.

Chez les Scuticociliatida, Conchophthirius et Dexiotricha (Peck et Small 1969, Antipa et Small 1969 et Peck 1971) ont une "zeta membrane" dont les cinétosomes, dessinant des zig-zag, sont disposés sur deux rangs : un cilié, un non cilié; aux cinétosomes nus sont associées des fibres postciliaires; on peut considérer cette structure comme étant une succession de dyades, identiques à une parorale de Péniculiens.

Chez les Thigmotriches (Arhynchodina) : Ancistrum mytili, Boveria subcylindrica (Lom, Corliss et Noirot-Timothée 1968) et Epicharocotyle kozloffi (de Puytorac 1968), "l'U. M." est formée d'une double rangée de cinétosomes et il est possible de reconnaître sur les images données par ces auteurs les fibres postciliaires associées aux cinétosomes les plus internes ainsi que des fines liaisons intercinétosomiennes; "l'U. M." a la même structure que la parorale des Péniculiens.

Enfin, chez les Péritriches, de nombreuses publications de Noirot-Timothée et Lom (1965) sur Termitophrya et Telotrichidium, de Bradbury (1965), de Rosenberg et Grim (1966) sur Opisthonecta henneguyi, de Lom, Corliss et Noirot-Timothée (1966-1968) qui comparent les structures buccales des Thigmotriches et des Péritriches permettent de

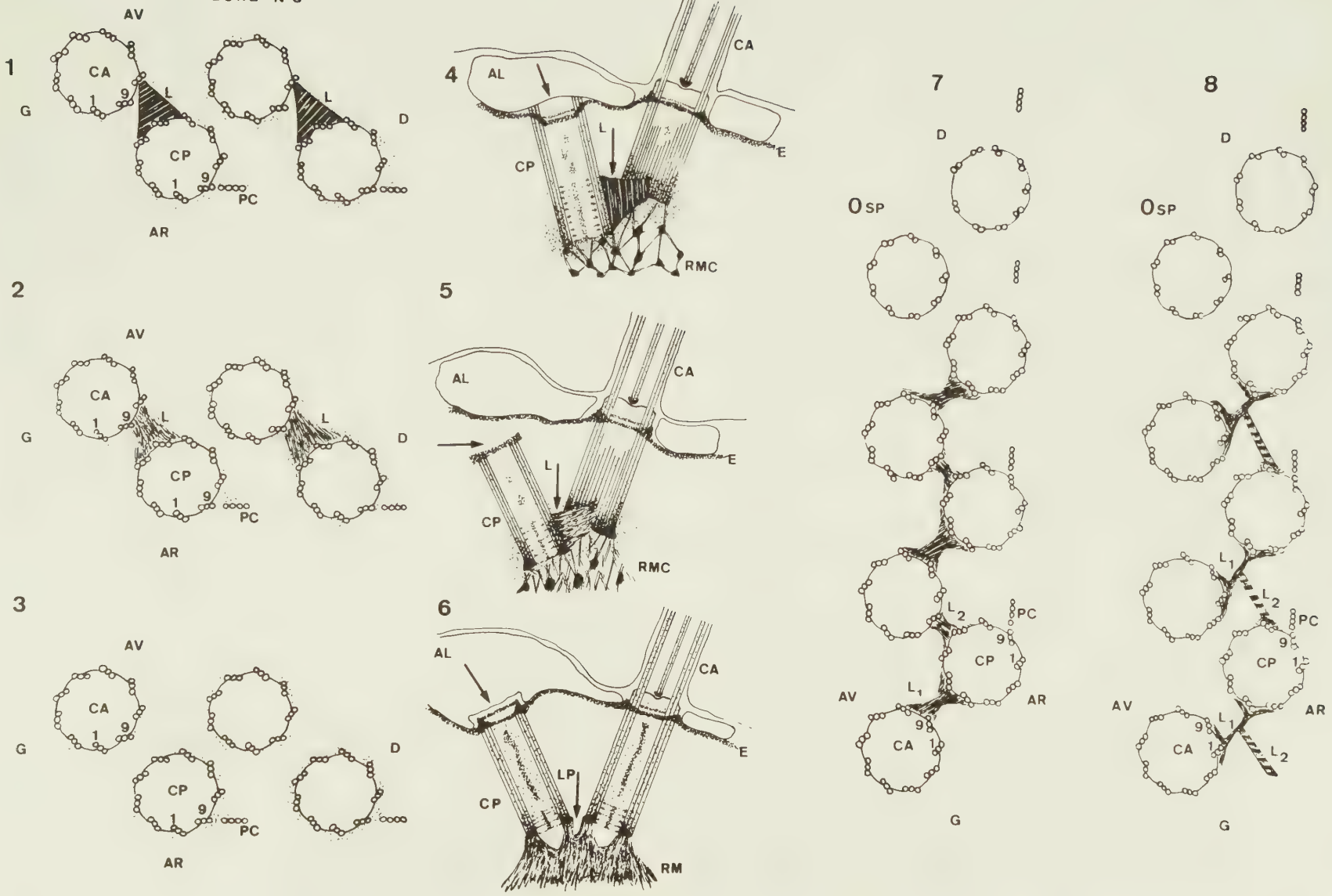
Figure n° 8 - Disposition des dyades de cinétosomes dans les parorales de quelques Hyménostomes Péniculiens et dans les structures homologues de Tetrahymena vorax et de Cyclidium citrullus. (Les cinétosomes sont vus de l'intérieur de la cellule).

1. Frontonia depressa (= parvula) (CT. zone proximale)
2. Paramecium aurelia (CT. zone proximale)
3. Urocentrum turbo (CT. zone proximale)
4. Frontonia depressa (= parvula) (CL. totale)
5. Paramecium aurelia (CL. totale)
6. Urocentrum turbo (CL. totale)
7. Tetrahymena vorax (CT. zone proximale + zone distale)
8. Cyclidium citrullus (CT. zone proximale + zone distale)

Abréviations :

AL : alvéole
AR : arrière
AV : avant
CA : cinétosome antérieur de la dyade
CP : cinétosome postérieur de la dyade
D : droite
E : épiplasme
G : gauche
L, L1 : liaison intercinétosomienne dans une dyade
L2 : liaison intercinétosomienne entre deux dyades
LP : liaison intercinétosomienne profonde
PC : fibres postciliaires
RM : réticulum microfibrillaire
RMC : réticulum microfibrillaire à noeuds de condensation
SP : sac parasomal
flèche : position et mode de fermeture des cinétosomes postérieurs.

FIGURE N°8


1
AV
CA
1
9
L
G
D
CP
1
9
PC
AR
2
AV
CA
1
9
L
G
D
CP
1
9
PC
AR
3
AV
CA
1
9
G
D
CP
1
9
PC
AR
4
AL
CA
L
E
CP
RMC
5
AL
CA
E
L
CP
RMC
6
AL
CA
E
LP
CP
RM
7
D
OSP
L2
PC
9
CP
1
AV
L1
AR
9
CA
1
G
8
D
OSP
L1
L2
PC
9
CP
1
AV
L1
AR
9
CA
1
L2
G

constater la ressemblance étroite entre l'haplocinétie de ces derniers et l'U. M. des Hyménostomes. Ces points communs étant basés sur les deux types de cinétosomes observés, sur les fibres postciliaires du cinétosome non cilifère, sur les desmoses unissant chaque cinétosome cilifère à un cinétosome nu.

Ainsi pour un grand nombre d'Holotriches (Hymenostomatida, Scuticociliatida, Thigmotrichida (Arhynchodina) Peritricha), il existe au niveau de la bouche un organelle ciliaire dont la structure est toujours la même, c'est-à-dire formée d'une succession de dyades, au sens où Noirot-Timothée a employé ce terme pour décrire l'haplocinétie de Trichodinopsis paradoxa.

Malgré de nombreuses images où les fibres postciliaires et les paires de cinétosomes ont été bien mises en évidence, les auteurs n'ont pas repris la notion de dyades qui permet de constater une homologie certaine entre les U. M. , haplocinétie, parorale et "zeta membrane". Comme le disaient déjà Noirot-Timothée et Lom (1965) et comme nous l'avons écrit après avoir adopté le système des dyades, le terme de "cinétie" pour ces structures n'est pas approprié. Noirot-Timothée et Lom parlaient de "membrane adorale" ou de "membrane parorale"; pour les Péniculiens, nous préférons plus simplement le terme de "parorale".

Cependant, malgré les ressemblances essentiellement dues à l'orientation des cinétosomes, il est peut-être possible de "typifier" certains ordres d'Infusoires en étudiant minutieusement les variations qui concernent les modes de liaisons entre les différentes dyades. En effet, ces liaisons présentent des variations soit dans leur structure, soit dans leur "dessin". Elles peuvent aussi se limiter aux cinétosomes d'une seule dyade ou relier entre elles des dyades successives.

La constance dans la structure de la parorale et de ses homologues indique-t-elle une "parenté" entre les différents ordres de Ciliés ?

C'est un problème difficile à résoudre, mais il est certain qu'il y a là plus qu'une simple convergence, et que, si la parenté n'est pas directe, il y a au moins un groupe souche commun aux Hyménostomes, aux Thigmotriches (Arhynchodines), aux Péritriches et à certains Scuticociliés. Nous avons résumé ces différents résultats, sous la forme de schémas dans la Figure 8.

C - LA ZONE DES CRETES.

1. Ultrastructure.

On ne peut parler de la parorale des Hyménostomes Péniculiens sans aborder l'étude du territoire non cilié qui se situe à gauche dans le complexe buccal. Souvent mis en évidence en microscopie photonique grâce à sa forte argentophilie, il constitue ce que les différents auteurs ont appelé des crêtes argyrophiles, les stries argyrophiles, les bâtonnets argyrophiles, les "oral ribs" ou le "ribbed wall". Son architecture très particulière a été révélée par la microscopie électronique; parmi les espèces étudiées, il est possible de dégager quelques caractères généraux de cette zone des crêtes, avant d'énumérer les détails propres à chacune des espèces.

De façon générale, ces crêtes sont des replis de la membrane ectoplasmique (Pl. XVII, fig. 2; Pl. XXI; Pl. XXVIII; Pl. XXX et Pl. XXXII, fig. 1 et 2) dont la structure est comparable à celle du cortex. On y distingue successivement : une membrane unitaire externe, des alvéoles sous-jacents séparés par des ponts cytoplasmiques (Pl. XXVIII et Pl. XXI) et entourés par une membrane unitaire interne. Entre les alvéoles, les ponts cytoplasmiques sont renforcés, dans toutes les espèces étudiées, par un double rideau de tubules qui ont une direction perpendiculaire à l'axe longitudinal de la cavité buccale. Les deux rideaux ont une importance inégale. Chez Paramecium (Ehret et Powers 1957, Pitelka 1968 et Jurand et Selman 1969), Faurella thermalis (Didier 1968), Urocentrum turbo (Didier et de Puytorac 1968), l'un des rideaux compte quatre tubules, l'autre deux seulement; par contre, chez Frontonia et Disematostoma, le rideau le plus important comporte souvent cinq tubules, l'autre n'en ayant que deux (Pl. XXVII, fig. 1 et Pl. XXVIII, fig. 1). Donc seul le petit rideau a un nombre de tubules constant chez toutes les espèces.

Des sections tangentielles à la surface de la zone des crêtes, permettent de constater que ces dernières, parallèles entre elles, sont perpendiculaires à la direction de la parorale (Pl. XVII, fig. 2; Pl. XIX, fig. 1; Pl. XX, fig. 1 et Pl. XXVIII, fig. 2). A leur sommet, on retrouve l'armature tubulaire décrite précédemment. La membrane externe (Pl. XVII, fig. 2) qui recouvre l'ensemble du territoire peut être percée de nombreux orifices que nous avions appelés "les puits" (Didier et de Puytorac 1968).

Il y a donc, chez les Péniculiens, une grande homogénéité dans la constitution de la zone des crêtes et dans la disposition de l'ensemble structural parorale - crêtes.

2. Discussion.

L'existence de crêtes aux côtés d'un organelle buccal tel que la parorale n'est pas propre aux seuls Péniculiens. Il faut rappeler que Fauré-Frémiet dès 1950, puis Corliss (1956) avaient montré que l'ensemble "membrane ondulante - oral ribs" des Tétrahyméniens pouvait être rapproché de l'ensemble "haplocinétie - bâtonnets argyrophiles" des Péritriches. Les observations ultérieures ont confirmé le bien fondé de cette idée et l'ont même étendue à d'autres groupes d'Holotriches. Un tel ensemble a été retrouvé chez différentes espèces de Tetrahymena (Williams, Anderson, Kessel et Beams 1960; Miller et Stone 1963; Nilsson et Williams 1966; Williams et Luft 1969; Buhse et Corliss 1968) et chez Glaucoma scintillans et Glaucoma chattoni (Peck 1971). Noirot-Timothée et Lom (1965) l'ont revu chez des Péritriches. Corliss, Lom et Noirot-Timothée (1968) l'ont découvert chez des Thigmotriches (Arhyncodines), Antipa et Small (1969), puis Peck (1971) l'ont identifié chez quelques Scuticociliatida (S. o. Pleuronematina et s. o. Pseudocohnilembina).

L'homologie qui était apparue entre ces différents groupes à propos de la structure de leur "parorale" est ainsi renforcée par la présence constante des crêtes qui lui sont associées. Seul le nombre de microtubules qui sont logés dans ces crêtes peut varier, le rideau à deux tubules pouvant même manquer chez Boveria subcylindrica (Corliss, Lom et Noirot-Timothée 1968).

Reste à résoudre le problème de l'origine des microtubules des crêtes. Miller et Stone (1963) avaient remarqué que le nombre des crêtes de Tetrahymena patula est sensiblement le même que celui des cils de l'U. M. , mais aucune relation n'avait pu être établie, en microscopie électronique, entre les cinétosomes de l'U. M. et les crêtes. Un peu

plus tard, Nilsson et Williams (1966) constataient que les fibres tubulaires associées aux cinétosomes nus de l'U. M. (assimilables aux fibres postciliaires) viennent renforcer les crêtes et ils donnaient un schéma (p. 129, fig. 3) montrant, en outre, que ces fibres sont en relation avec un réticulum microfibrillaire issu des parties proximales des cinétosomes de l'U. M.

Si l'on revient à l'orientation particulière des dyades de la parorale, il est logique de penser que les fibres postciliaires de la parorale en se dirigeant vers l'arrière de la dyade, donc parallèlement aux crêtes, pénètrent dans l'une d'elles et la renforcent. Cette hypothèse peut se vérifier sur une coupe de Tetrahymena vorax (Pl. XXI, fig. 1) où il est possible de repérer un cordon de fibres postciliaires de l'U. M. se rendant dans une crête, et confirme le schéma de Nilsson et Williams. C'est ainsi que chaque rideau de 5 ou 4 tubules serait composé par les fibres postciliaires d'une dyade de la parorale. Quant au second rideau de deux tubules, il est possible qu'il soit formé chez les Frontonia et les Disematostoma, par les microtubules situés à leur départ dans le secteur antérieur gauche du cinétosome postérieur de la dyade; ces tubules suivraient le même trajet que les fibres postciliaires (Pl. XVII, fig. 2).

3. Conclusions.

Le complexe "parorale + crêtes" des Hyménostomes Péniculiens apparaît donc comme une structure qui se retrouve dans de nombreux Infusoires appartenant à des ordres différents d'Holotriches. On peut donc résumer ainsi nos observations sur ce complexe chez les Péniculiens :

Dans tous les cas, la parorale (ou son homologue) est bordée du côté le plus interne de la cavité buccale par une zone de crêtes, dont l'axe a la même orientation que celui des dyades. Ces crêtes sont renforcées par deux rideaux de tubules inégaux. Le rideau le plus fourni étant constitué par les fibres postciliaires associées aux cinétosomes postérieurs de chaque dyade.

D - RETICULUM MICROFIBRILLAIRE ET AUTRE STRUCTURE ASSOCIES A LA PARORALE.

1. Le réticulum microfibrillaire.

Outre les fibres postciliaires, les dyades de la parorale possèdent des dérivés microfibrillaires rattachés aux cinétosomes.

a/ Cas des Frontonia et des Disematostoma.

Dans toutes les espèces appartenant à ces deux genres, les deux cinétosomes de chaque dyade de la parorale sont associés à un faisceau de microfibrilles (Didier 1969) qui s'étend sous toute la parorale de manière continue (Pl. XVIII, fig. 2 et 3). Ce faisceau prend naissance directement contre la partie proximale des deux cinétosomes. Il constitue un réseau lâche de fines microfibrilles qui convergent vers des noeuds de condensation opaques (Pl. XXIII, fig. 2 et 3). Ce réseau tridimensionnel doit être appelé d'après la nomenclature adoptée (de Puytorac 1970) "réticulum microfibrillaire à noeuds de condensation". Chez Frontonia leucas, Frontonia atra, Frontonia depressa (= parvula) de même que chez Disematostoma colpidioïdes et Disematostoma invallatum, il est d'un type très simple, qui ne présente pas la régularité et l'organisation de la fibre squelettique de Campanella umbellaria (Rouiller et Fauré-Frémiet 1957). Malgré cela, il est possible de reconnaître un agencement rudimentaire dans la mesure où, par endroit, certains noeuds de condensation se disposent en hexagone centré (Pl. XVIII, fig. 3). Ce réticulum microfibrillaire constitue donc un des types les plus simples connus chez les Ciliés. Il assure une liaison en profondeur entre tous les cinétosomes de la parorale, s'ajoutant en cela aux liaisons directes (desmoses à structure périodique) qui réunissent les deux cinétosomes de chaque dyade.

b/ Cas des Paramécies.

Le réticulum microfibrillaire, situé sous les cinétosomes de la parorale (Pl. XIX, fig. 1 et 2), est en contact direct avec la base de ceux-ci. C'est d'abord un réseau très lâche. Puis apparaissent progressivement des noeuds de condensation aux points de convergence des microfibrilles. La disposition de ces noeuds est ici beaucoup plus irrégulière que chez les espèces précédentes et leur densité est moins grande (Pitelka 1968).

c/ Cas d'Urocentrum turbo.

Le réseau de microfibrilles situé sous la parorale à laquelle il est directement relié est un réticulum microfibrillaire sans noeuds de condensation (Pl. XX, fig. 1 et 2; Pl. XXXIII, fig. 1) soulignant la périphérie du cylindre cinétosomien. Les microfibrilles forment d'abord des arceaux qui passent sous les cinétosomes sans en obturer la base et servent de liaison entre le cinétosome antérieur et postérieur de chaque dyade. Par la suite, le réticulum se développe en profondeur mais reste toujours désordonné sans noeuds de condensation (Didier et de Puytorac 1968). Ce réticulum, bien que d'un type excessivement simple, assume à lui seul la liaison entre les deux partenaires d'une dyade et les relations entre tous les cinétosomes de la parorale puisque nous avions signalé qu'aucune desmose directe n'existe entre les deux cinétosomes d'une paire.

d/ Cas de Turaniella vitrea.

Partant de la base d'un cinétosome non cilifère, le réticulum microfibrillaire, au départ identique à celui d'Urocentrum turbo (Pl. XVI, fig. 2), s'enfonce dans le cytoplasme. Les microfibrilles qui le constituent s'organisent bientôt en cordons allongés plus ou moins

denses qui aboutissent à des plages sensiblement circulaires, d'une structure très particulière (Pl. XX, fig. 2). A ce niveau, les nombreux noeuds de condensation sont très rapprochés les uns des autres et reliés entre eux par des microfibrilles très denses qui peuvent apparaître en coupe transversale, comme un nuage de petits granules entre les noeuds de réticulum tridimensionnel. Le réticulum microfibrillaire est donc partiellement tridimensionnel et d'une architecture très originale.

2. Structure secondaire annexée à certaines parorales.

Cette structure particulière n'a été décelée que chez les espèces des genres Frontonia et Disematostoma. Au cours de nos observations sur la parorale, nous avons remarqué constamment la présence d'une "côte" très prononcée d'aspect complexe longeant les dyades du côté interne (Pl. XVIII, fig. 2 et 3 et Pl. XIX, fig. 1). Cette "côte" est composée d'une lame sombre proche des cinétosomes postérieurs non cilifères des dyades. Du côté interne, un espace clair sépare la lame sombre d'un alignement régulier de structure très oblique qui rappellent des sections longitudinales de microtubules (Pl. XVIII, fig. 2 et Pl. XIX, fig. 1). Des sections parfaitement transversales de la parorale montrent que la lame sombre, d'aspect fibreux, se rattache aux cinétosomes non cilifères par de très petits tractus de matériel dense au niveau des triplets 1 et 2 (Pl. XVIII, fig. 1). Elle est également en contact avec le réticulum microfibrillaire à noeuds de condensation issu de la parorale (Pl. XVIII, fig. 2 et 3). Sur les mêmes sections transversales, les structures obliques apparaissent comme constituées par deux lignes de microtubules tous reliés entre eux par de fines desmoses (Pl. XXVII, fig. 3). L'ensemble lame sombre, espaces clairs et microtubules obliques sur deux rangs rappelle les némadesmes typiques (Didier 1970 a et b). Cependant, ce qui est remarquable dans ce cas précis, ce sont les rapports de la bande sombre avec les cinétosomes. Habituellement, cette bande est reliée soit directement, soit indirectement, uniquement à la partie proximale des cinétosomes, alors qu'ici la bande est reliée d'une part au cinétosome postérieur de chaque dyade au niveau des triplets 1 et 2 et d'autre part au réticulum microfibrillaire à noeuds de condensation (Pl. XXIII, fig. 2 et 3; Pl. XXVII, fig. 3). Ce némadesme original par ces deux liaisons avec les cinétosomes non cilifères, l'est aussi par la position de sa "plaque matricielle" (Didier 1970 a et b) parallèle au cylindre cinétosomien. Ce némadesme particulier s'étend sous les crêtes argyrophiles. Il participe à l'élaboration de "l'appareil fibrillaire" buccal qui est surtout formé de nombreux némadesmes plus ordinaires dont nous aborderons plus loin l'étude.

3. Conclusions.

La parorale des Péniculiens étudiés est toujours en relation avec un réticulum de structure très variable. D'un type très simple chez Urocentrum turbo, le réticulum se complique de noeuds de condensation chez les autres espèces, mais la disposition de ces noeuds n'est pas très régulière; elle est originale chez Turaniella. Rappelons que chez Lembadion lucens (de Puytorac 1967), il existe également un réticulum microfibrillaire à noeuds de condensation sur le côté droit de la cavité buccale; il pourrait également avoir pour origine les cinétosomes de la parorale. Il faut signaler que nos observations sur Tetrahymena vorax (Pl. XXI, fig. 1) confirment celles de Miller et Stone (1963). Nilsson

et Williams (1966), Williams et Luft (1968) et Pitelka (1968) sur Tetrahymena patula et Tetrahymena pyriformis : le réticulum associé à l'U. M. est dépourvu de noeuds de condensation.

E - CONCLUSIONS.

Nous avons réuni dans le tableau n° 6 l'ensemble de nos observations concernant la parorale des Péniculiens étudiés. Il est aisé de remarquer une certaine similitude des structures entre toutes les espèces.

De plus, nous avons constaté que la parorale des Péniculiens est identique à l'U. M. et à l'haplocinétie d'autres Ciliés : elle est constituée par des dyades, et comporte comme dérivés, essentiellement des fibres postciliaires et un réticulum microfibrillaire profond. De plus, elle est bordée du côté interne, de crêtes ectoplasmiques. Il y a donc tant chez les Péniculiens que chez les Tétrahyméniens, les Thigmotriches (Arhynchodines), les Péritriches et certains Scuticociliatida, tout un territoire buccal qui est partout identique : ce territoire ne peut pas servir de critère pour séparer ou "typifier" un groupe tel que les Péniculiens seuls. Il faudra trouver, chez ces derniers d'autres caractères qui leur soient propres.

Parorale / Espèces	Position	Composée de dyades	Cinétosome antérieur cilifère (C. A.)	Cinétosome postérieur non cilifère (C. P.)	Sacs parasomaux du côté des cinétosomes antérieurs	Dérivés cinétosomiens				Liaisons entre C. A. et C	
						fibres transverses associées aux		fibre cinétodesmale associée aux C. P.	fibres postciliaires associées aux C. P. uniquement	entre C. A. et C. P. dans la dyade	entre C. C. P. de dyad
						C. A.	C. P.				
Frontonia leucas	côté droit de la cavité buccale	+	+	+	-	-	(-)	-	+	+	-
Frontonia depressa (= parvula)	"	+	+	+	-	-	tubules dans le secteur antérieur gauche	-	+	+	-
Frontonia atra	"	+	+	+	-	-		-	+	+	-
Disematostoma colpidioïdes	"	+	+	+	-	-		-	+	+	-
Disematostoma invallatum	"	+	+	+	-	-		-	+	+	-
Paramecium aurelia	"	+	+	+	-	-	-	-	+	+	-
Urocentrum turbo	"	+	+	+	-	-	-	-	+	+	-
Turaniella vitrea	"	(+)	(+)	+	-	?	?	?	?	?	?
COMPARAISONS U. M. de Tetrahymena vorax	"	+	+	+	+	-	-	-	+	+	+
COMPARAISONS U. M. de Cyclidium citrullus	"	+	+	+	+	-	-	-	+	+	+

Tableau n° 6 - Tableau récapitulatif de l'organisation ultrastructurale de la parorale des Hyménostomes Péniculiens étudiés
Comparaison avec les U. M. de Tetrahymena vorax et de Cyclidium citrullus.

Nature des liaisons			Réticulum microfibrillaire associé	
entre C.A. et C.P. dans la dyade		entre les C.A. et C.P. de deux dyades successives	microfibrillaire	microfibrillaire à noeuds de condensation - type simple
microfibrillaire	à structure périodique			
-	+	-	-	+
-	+	-	-	+
-	+	-	-	+
-	+	-	-	+
-	+	-	-	+
+	-	-	-	+
+	-	-	+	-
?	?	?	-	-
+	-	microfibrillaire	+	-
+	-	périodique	?	?

aux 2 cinétosomes	Structure particulière associée au réticulum issu des cinétosomes	Parorale / Espèces	
microfibrillaire à agencement particulier			
-	+	Frontonia leucas	
-	+	Frontonia depressa (= parvula)	
-	+	Frontonia atra	
-	+	Disematostoma colpidioïdes	
-	+	Disematostoma invallatum	
-	-	Paramecium aurelia	
-	-	Urocentrum turbo	
+	-	Turaniella vitrea	
-	-	U.M. de Tetrahymena vorax	COMPARAISONS
?	-	U.M. de Cyclidium citrullus	COMPARAISONS

Tableau n° 6 (suite) - Tableau récapitulatif de l'organisation ultrastructurale de la parorale des Hyménostomes Péniculiens étudiés. Comparaison avec les U.M. de Tetrahymena vorax et de Cyclidium citrullus.

CHAPITRE IV.

L'ARMATURE BUCCALE ET LA ZONE D'INGESTION.

Grâce à la microscopie photonique, nous savons que la majorité des Ciliés dont nous avons entrepris l'étude possède, autour de leur cavité buccale des "dents", des "bâtonnets", des "baguettes", des "côtes flottantes" (Stein 1859; Maupas 1883; Balbiani 1888; Fabre-Domergue 1888; Brodsky 1908; Penard 1922; Bullington 1939) ou des "fibres oesophagiennes" (Bozler 1924-1926; Lund 1933; Gelei 1954) qui constituent le plus souvent des "nasses", des "corbeilles" ou un "appareil fibrillaire buccal" (Roque 1961 a). Nous possédons quelques renseignements sur l'ultrastructure de ces éléments cellulaires particuliers grâce aux travaux réalisés sur les Frontonia et les Paramécies (Rouiller, Fauré-Frémiet et Gauchery 1957; Fauré-Frémiet 1961 b; Roque 1961 a; Schneider 1964 a; Kennedy 1965; Yasa 1965; Pitelka 1968; Jurand et Selman 1969 et Ehret et Mac Ardle 1971, sous presse). Les relations que ces structures peuvent entretenir avec les cinétosomes nous ont incité à entreprendre leur étude chez toutes les espèces de Péniculiens qui nous intéressent, afin de préciser quels peuvent être leur mode de formation, leur position et leurs rapports avec les cinétosomes des différents constituants de la ciliature buccale.

Parmi les Infusoires que nous avons étudiés et en nous référant uniquement aux données de la microscopie photonique, il est possible de distinguer les espèces possédant de telles structures et de les classer selon la quantité de celles-ci. Nous pouvons distinguer ainsi en premier lieu les Frontonia et les Disematostoma qui ont un "appareil fibrillaire buccal" (Roque 1961 a) très développé; puis les Paramecium et les Faurella où cet appareil semble plus réduit et enfin, Urocentrum et Turaniella dépourvus de toute "nasse". Il faut en outre distinguer les espèces où ces structures sont réparties tout autour de la cavité buccale, et celles où elles se cantonnent uniquement sur le côté droit. Dans les espèces qui apparemment ne présentent pas une telle organisation, l'étude doit être cependant minutieuse, car il est possible que d'autres agencements (de microfibrilles ou de réticulum microfibrillaire) remplacent les appareils particuliers que nous allons décrire.

Les "baguettes" apparaissent en microscopie électronique, comme des assemblages de fibres tubulaires formant des paquets appelés némadesmes (Fauré-Frémiet 1961 b; Grain 1964-1969). Un némadesme est un ensemble de microtubules parallèles entre eux, disposés en quinconce et reliés par des desmoses transversales très fines. Les némadesmes existent chez de nombreux Ciliés et leurs sections transversales présentent un aspect paracristallin. Parmi les Hyménostomes, ce sont chez les Frontonia que de telles structures ont d'abord été reconnues (Roque 1961 a; Fauré-Frémiet 1961 b). Par la suite, des observations approfondies ont montré que ces némadesmes étaient étroitement reliés aux cinétosomes (Rouiller, Fauré-Frémiet et Gauchery 1957). Cette constatation qui les a fait

Figure n° 9 - Représentation schématique montrant la répartition et les rapports des némadesmes de l'armature buccale composite de Frontonia depressa (= parvula).

1. Coupe transversale des différentes séries de némadesmes. On observe :

- à gauche : les deux premières séries (ND2 et ND3) dépendant des peniculus.

- dans les parties antérieure et postérieure la quatrième série ND4 dépendant de la cinétie parorale par l'intermédiaire du réseau microfibrillaire à noeuds de condensation (RMC).

Les séries ND2 et ND3 forment un arc de cercle complet soulignant la limite gauche de l'aire d'ingestion. Les séries ND4 occupent seulement les extrémités de l'arc gauche (pointillé). Ce sont ces séries qui sont réunies au-dessus des plaques matricielles par un anneau constitué par la jonction des réseaux microfibrillaires issus de la parorale et des peniculus.

- à droite : les séries indépendantes et successives dépendant chacune d'une "cinétie vestibulaire" (ND1 A. R. C.)

la série apparemment issue d'une strate microfibrillaire (ND5).

Ces deux dernières séries viennent s'ajouter au premier système mais n'ont pas de rapport avec les némadesmes de ces dernières.

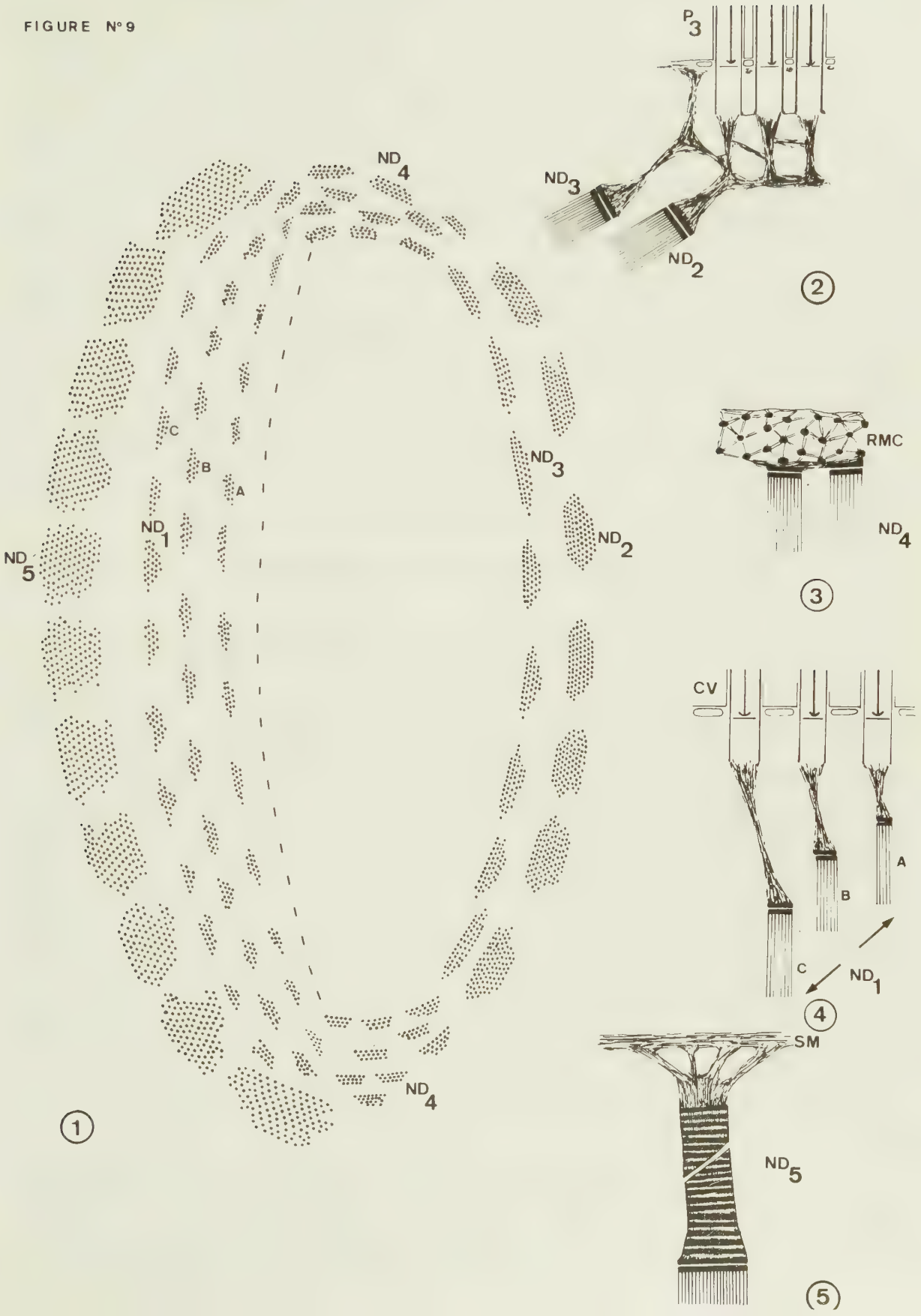
2. Schéma montrant les relations des séries ND2 et ND3 avec les peniculus.

3. Schéma montrant l'origine des séries ND4 à du réseau microfibrillaire à noeuds de condensation (RMC).

4. Schéma montrant les relations des différents alignements de némadesmes de la série ND1 associés chacun à une "cinétie vestibulaire" (CV).

5. Schéma montrant l'origine des némadesmes de la série ND5 à partir de la strate microfibrillaire (SM).

FIGURE N°9


P3
ND3
ND2
2
ND4
C
B
A
ND1
ND3
ND2
ND5
ND4
1
RMC
ND4
3
CV
A
B
C
ND1
4
SM
ND5
5

ranger parmi les racines ciliaires tubulaires a entraîné des recherches très poussées sur les relations entre némadesmes et cinétosomes, relations qui peuvent être directes ou indirectes. De plus, chez beaucoup de Ciliés autres que les Hyménostomes, les némadesmes sont disposés de manière plus ou moins régulière autour de l'appareil digestif (Grain 1969).

Le sommet des némadesmes est toujours constitué par une "plaque de départ" ou "plaque matricielle" (Fauré-Frémiet 1970) formée de matériel dense sous laquelle se trouve un espace clair suivi d'une nouvelle bande sombre où naissent les tubules. On a constaté aussi que dans les cas où la liaison entre le cinétosome et le némadesme est "directe", la plaque matricielle formée de matériel dense semble obturer le cinétosome et souvent même le dépasser largement.

Connaissant la nature des "baguettes fibreuses" qui forment les "appareils fibrillaires buccaux", nous pouvons essayer de déterminer les rapports qui existent entre les cinétosomes de la ciliature buccale et les némadesmes chez les Péniculiens.

A - NEMADESMES REPARTIS TOUT AUTOUR DE LA CAVITE BUCCALE.

1. CAS DES ESPECES APPARTENANT AUX GENRES FRONTONIA ET DISEMATOSTOMA.

a/ Némadesmes en relation avec les cinétosomes des peniculus.

Les travaux de Roque (1961 a) nous ont appris que les peniculus des Frontonia et Disematostoma situés sur le côté gauche de la cavité buccale sont reliés à des faisceaux de "cinétorhizes". Ces faisceaux sont alignés sur une seule rangée bordant le troisième peniculus. Nos observations ultérieures ont confirmé en partie ces résultats (Didier 1970 a et 1970 b). L'étude des peniculus nous a montré que les cinétosomes des trois peniculus sont à l'origine d'un important réticulum microfibrillaire qui tapisse la zone profonde sous-jacente. Ce réticulum se prolonge jusqu'au troisième peniculus qu'il déborde légèrement. A ce niveau (Pl. XXXII, fig. 2), il s'élargit pour entrer en contact avec un némadesme typique. La première constatation à faire chez ces espèces est que le réticulum microfibrillaire du réseau profond annexé aux peniculus ne sert pas uniquement à relier les peniculus entre eux, mais qu'il est aussi à l'origine d'une série de némadesmes qui correspondent aux faisceaux de "cinétorhizes" de Roque (1961 a). Les némadesmes sont situés à proximité du troisième peniculus mais, en fait, c'est l'ensemble des cinétosomes des trois peniculus qui est à l'origine du réseau profond à l'extrémité duquel ils sont élaborés. Il y a donc ici une solidarité étroite entre tous les cinétosomes des peniculus et les némadesmes, grâce à une importante liaison indirecte microfibrillaire (Pl. XXXII, fig. 2 et Pl. XXII, fig. 1).

Les données de la microscopie électronique confirment ainsi les renseignements fournis par Roque (1961 a). Cependant, cet auteur ne fait état que d'une seule série de némadesmes à ce niveau. En fait, il en existe une seconde toujours en relation indirecte avec les cinétosomes des peniculus, mais d'une manière différente. (Figures n° 9 et 10)

Nous avons montré (chapitre II) que le réseau profond est relié par des tractus microfibrillaires au réseau superficiel au niveau du troisième et quelquefois près du second peniculus (Didier 1970 b). A ces cordons microfibrillaires qui réunissent les deux réseaux est rattachée une deuxième série de némadesmes qui double la première sur la droite et dont la taille des némadesmes est plus faible que celle des némadesmes de la première série. Là encore, ils sont reliés de manière indirecte aux cinétosomes des peniculus par des liaisons microfibrillaires.

Ainsi, chez les Frontonia comme chez les Disematostoma, il existe sur le côté gauche de la cavité buccale deux séries de némadesmes qui bordent le troisième peniculus sur toute sa longueur et qui sont reliés aux cinétosomes des trois peniculus par des tractus microfibrillaires du réseau profond (1ère série) et des réseaux profond et superficiel (2ème série).

Il faut retenir que la liaison cinétosome - némadesme peut rester microfibrillaire sur toute sa longueur (Disematostoma), ou au contraire présenter par endroits une structure périodique (Frontonia) en recevant en plus des tractus du réseau superficiel (Pl. XXXII, fig. 2. Figures n° 9 et 10).

Il faut aussi remarquer qu'aucune liaison n'est visible entre les némadesmes de la première et de la deuxième série au-dessous de la "plaque matricielle" (Pl. XXII, fig. 1 et 2).

b/ Némadesmes en relation avec les cinétosomes de la parorale.

Nous avons montré que les cinétosomes constituant les dyades de la parorale, sont à l'origine d'un réticulum microfibrillaire à noeuds de condensation. Ce dernier (Didier 1970 a et b) se poursuit sous les crêtes argyrophiles, devient sous-jacent à la surface de la zone non ciliée, située entre la base de la parorale et le troisième peniculus près de la suture postorale (Pl. XXXII, fig. 3), puis il s'imbrique dans le réticulum microfibrillaire superficiel associé aux peniculus, dans les régions antérieure et postérieure de la bouche (Pl. XXV, fig. 3). Dans ces 2 régions, le réticulum microfibrillaire à noeuds de condensation est associé sur tout son trajet à des némadesmes qui bordent ainsi les deux extrémités antérieure et postérieure de la cavité buccale (Pl. XXII, fig. 1). Ces némadesmes sont semblables à ceux des séries précédentes : les variations portent ici sur l'origine des liaisons et leurs relations avec les cinétosomes. La distance qui sépare "leur plaque matricielle" de la base des cinétosomes est beaucoup plus grande que dans les séries précédentes. Ces némadesmes prennent naissance directement au contact du réticulum microfibrillaire à noeuds de condensation (Pl. XXVI, fig. 1) ou sur l'assemblage réticulum à noeuds de condensation - réseau superficiel (Pl. XXV, fig. 3). La plaque matricielle est directement en contact avec le réticulum et la succession des espaces clairs et sombres ne diffère en rien du schéma général (Didier 1970 a et b).

On pourrait croire que ces némadesmes sont sans relations avec les cinétosomes, du fait de la grande distance qui les sépare de ces derniers. Cependant, la liaison existe puisque le réticulum microfibrillaire à noeuds de condensation est issu des cinétosomes de la parorale (Didier 1970 b). Il faut rappeler que ce réticulum microfibrillaire et les cinétosomes qui président à sa formation sont aussi à l'origine d'un némadesme particulier dont nous avons parlé lors de l'étude de la parorale chez les Frontonia et les Disematostoma. Ce némadesme "latéral" a une "plaque de départ" très développée qui s'appuie sur l'ensemble du réticulum. Sa position est différente des autres némadesmes. Si ces derniers plon-

Figure n° 10 - Représentation semi-schématique (d'après des électronographies) d'une section longitudinale totale de Frontonia depressa (= parvula).

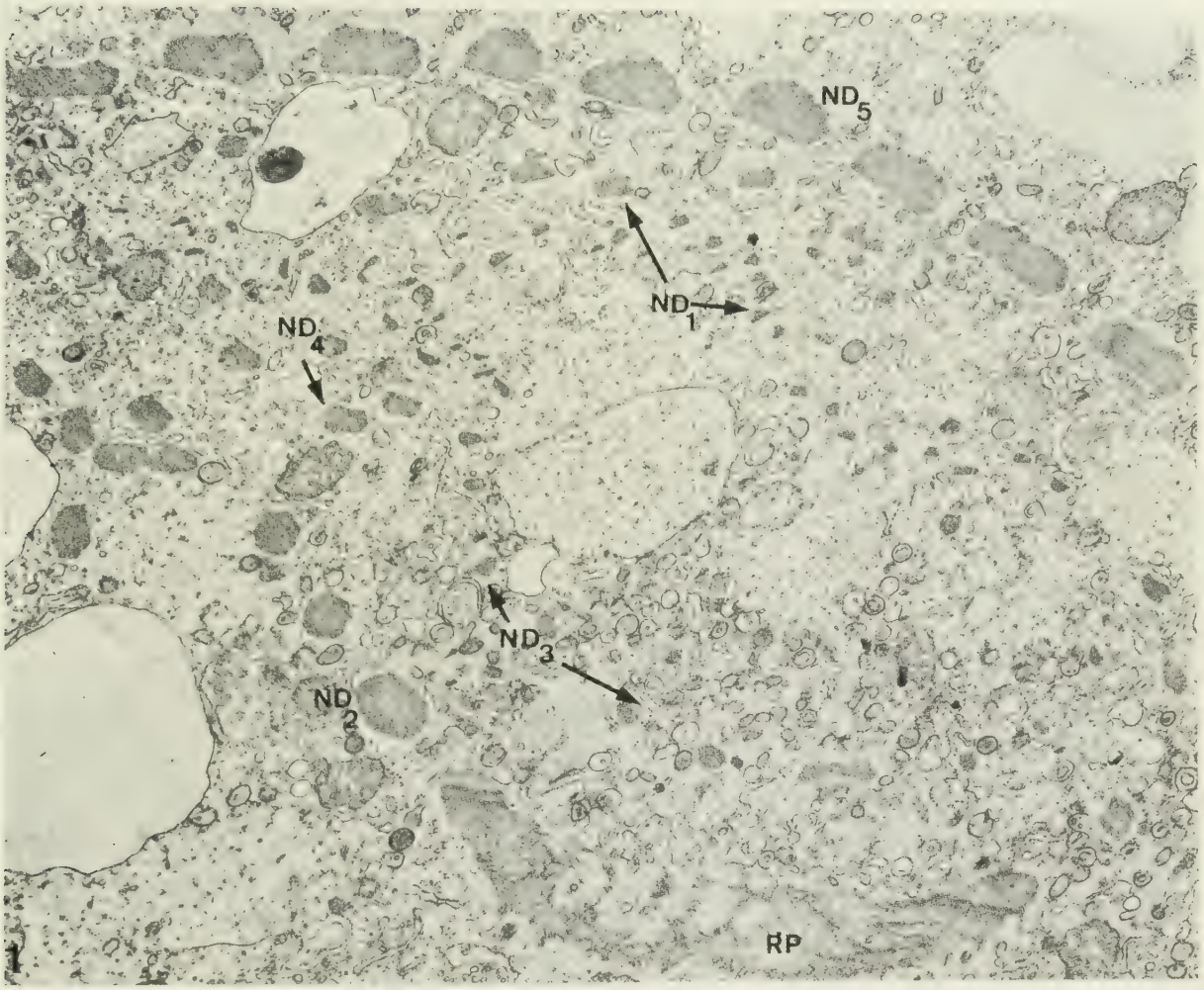
On reconnaît les trois peniculus (P1, P2, P3) séparés par des crêtes ectoplasmiques (CR) associés à des sacs parasomaux. Sous les peniculus, on distingue le réseau profond (RP) à l'origine des séries de némadesmes (ND2, ND3) qui constituent l'arc gauche de l'armature buccale.
Sur la droite, on aperçoit la parorale (PA) et le némadesme particulier qui lui est annexé ainsi que la zone des crêtes (CRA).
Précédant la parorale, "les cinéties vestibulaires" (CV) sont associées aux némadesmes de la série ND1, qui constituent la partie droite de l'armature buccale.
On aperçoit en avant des némadesmes de la série ND1, un némadesme de la série ND5 en relation uniquement avec une strate microfibrillaire (SM).
Le territoire circonscrit par les némadesmes est occupé par de nombreuses vacuoles parfois très volumineuses (VA). La membrane qui délimite ce territoire (ZI) est invaginée en de nombreux endroits, cette zone correspond à "la fosse buccale". (MN : macronoyau; TR : trichocystes; M : mitochondrie; RMC : réseau microfibrillaire à noeuds de condensation).
Cette coupe intéresse la zone médiane de la bouche et ne permet pas d'observer les némadesmes de la série ND4 dépendant de la parorale (Comparer avec la Figure n° 9), localisés uniquement dans les régions antérieure et postérieure de la bouche.

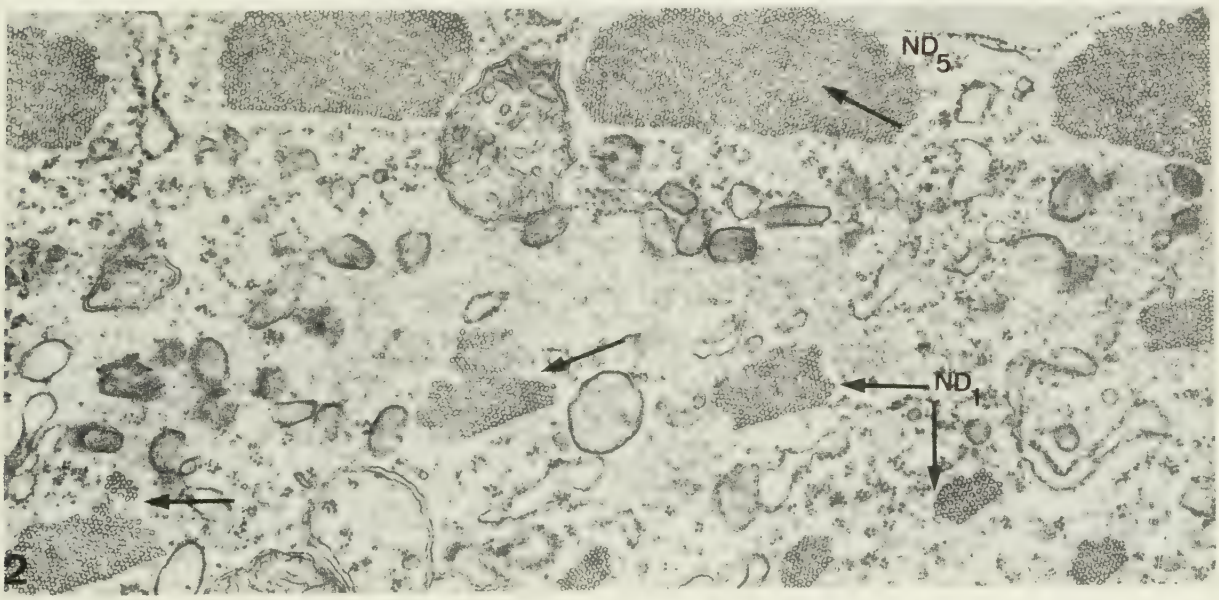
FIGURE N° 10

PLANCHE XXII.

Fig. 1 - Frontonia depressa (= parvula).
(X 12 000).
Coupe transversale dans la région moyenne (sous les plaques matricielles) des différentes séries de némadesmes qui constituent l'armature buccale némadesmale composite. On reconnaît successivement les séries en relation avec les "cinéties vestibulaires" (ND1), les séries en relation avec les peniculus (ND2 et ND3), la série en relation avec la parorale (ND4) et en plus dans cet exemple une série qui apparemment n'entretient pas de relation avec les cinétosomes des divers constituants de la ciliature buccale (ND5). On remarquera aussi les différences de taille entre les némadesmes de ces différentes séries. L'ensemble des némadesmes circonscrit un territoire cytoplasmique très pauvre en mitochondries sans trichocystes ni toxicystes, mais par contre, riche en vacuoles et petites vésicules rappelant la structure du phagoplasme.

Fig. 2 - Frontonia depressa (= parvula).
(X 30 000).
Détail de la zone droite de l'armature buccale némadesmale composite. On reconnaît les némadesmes appartenant à la première série (ND1) et cinquième série (ND5 série particulière à cette espèce). Comparer la différence de taille et noter (flèche) dans les némadesmes de la série ND5 les petites plages où les microtubules n'ont pas réalisé entièrement leur agencement en hexagones centrés. Une mitochondrie s'intercale entre les séries ND5 et ND1 dans un cytoplasme riche en ribosomes et en vésicules lenticulaires ou aplaties dont le centre est très dense, opaque aux électrons, limité par une membrane unitaire.


ND5
ND1
ND4
ND3
ND2
RP
1


ND5
ND1
2

gent dans le cytoplasme, celui-ci longe les cinétosomes de la parorale et soutient la proéminence qui borde cette dernière sur sa gauche. La liaison indirecte qui le relie à la parorale est ici beaucoup plus courte et des contacts étroits existent comme nous l'avons vu entre sa "plaque matricielle" et le cinétosome, grâce à des ponts de matériel dense. On peut considérer qu'il n'entre pas dans la composition de "l'appareil fibrillaire buccal" à proprement parler, et en fait, il n'apparaît pas sur les sections transversales de ce dernier (Pl. XXII, fig. 1). Il n'a donc rien à voir avec les némadesmes de la 3ème série.

Comme dans les cas précédents, aucune structure annulaire ne les relie entre eux au-dessous de leur "plaque matricielle"; aucune liaison avec les némadesmes des première et seconde séries ne peut être décelée à ce même niveau (Pl. XXII, fig. 1 et Pl. XXV, fig. 3). Ils sont de taille plus petite que ceux des séries précédentes.

c/ Némadesmes en relation avec "les cinéties vestibulaires".

Les imprégnations argentiques révèlent à droite de la cavité buccale, entre la parorale et les premières cinéties somatiques, un ensemble de 3 à 5 cinéties particulières. Roque (1961 a) les a appelées "cinéties vestibulaires" et les considère comme faisant partie de l'infraciliature somatique. Bien que leur nombre, variable, permette d'identifier cercertaines espèces de Frontonia ou de Disematostoma, elles apparaissent toujours sous le même aspect. Elles débutent dans la région antérieure de la bouche près des extrémités antérieures des peniculus qu'elles semblent parfois prolonger et, après avoir contourné la cavité buccale sur son côté droit, elles viennent buter en dégradé le long de la suture postorale.

Certaines sont remarquables par l'aspect en chevrons qu'elles prennent après imprégnation argentique. Or, nous avons vu (chapitre III), et ceci a été confirmé par Kennedy (1965) chez Frontonia leucas, que les cinéties vestibulaires sont, comme les cinéties somatiques, constituées de paires de cinétosomes flanquées d'un sac parasomal (Pl. XVIII. fig. 1).

Sous les cinéties vestibulaires, existe une nouvelle série de némadesmes (Pl. XXII, fig. 1 et Pl. XXV, fig. 2 et 3) de petite taille (240 mμ) disposés selon plusieurs rangées longitudinales qui correspondent chacune à une cinétie vestibulaire. Chaque némadesme est relié à un cinétosome vestibulaire par un simple tractus microfibrillaire (Pl. XXV, fig. 1 et 2). Ce tractus, assez court pour la première série vestibulaire (0,5 μ) s'allonge de plus en plus pour les cinéties vestibulaires suivantes (Didier 1970 a et b) (Pl. XXV, fig. 2). Tous les némadesmes vestibulaires s'enfoncent dans le cytoplasme, obliquement, en direction des némadesmes péniculiens.

Ainsi, chez les Frontonia et Disematostoma, cette série de némadesmes vestibulaires est la plus simple du point de vue structure et rapports de la liaison avec les cinétosomes. Il reste à savoir si les deux cinétosomes d'une paire participent à l'élaboration d'un seul némadesme (Figures n° 9 et 10).

PLANCHE XXIII.

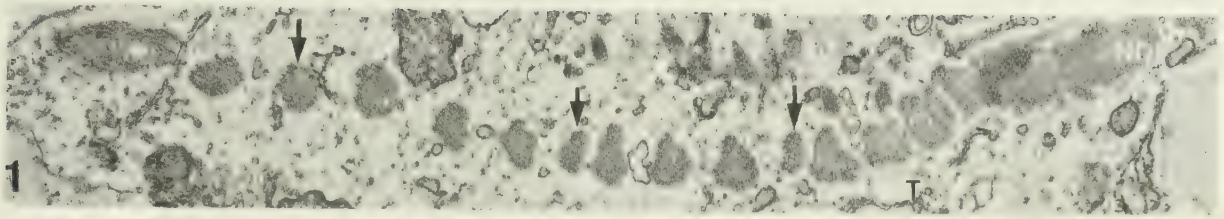
Fig. 1 - Frontonia depressa (= parvula).
(X 12 500).
Némadesme sans relation apparente avec un cinétosome (série ND5). Remarquer la longue liaison microfibrillaire (flèches) sinueuse, sectionnée transversalement en plusieurs points, précédant le némadesme (ND).

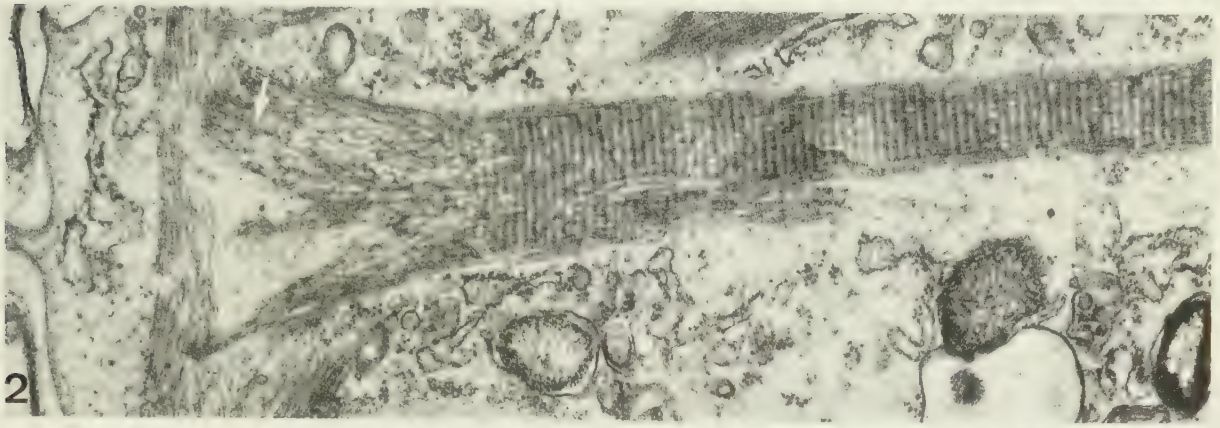
Fig. 2 - Frontonia depressa (= parvula).
(X 30 000).
Némadesme sans relation apparente avec un cinétosome (série ND5). On observe la couche microfibrillaire (Cm) sous-jacente au cortex, envoyant des digitations qui s'enfoncent dans le cytoplasme (flèches). Ces digitations se réunissent et constituent une longue et large liaison rubannée à structure périodique à l'extrémité de laquelle s'élabore le némadesme.

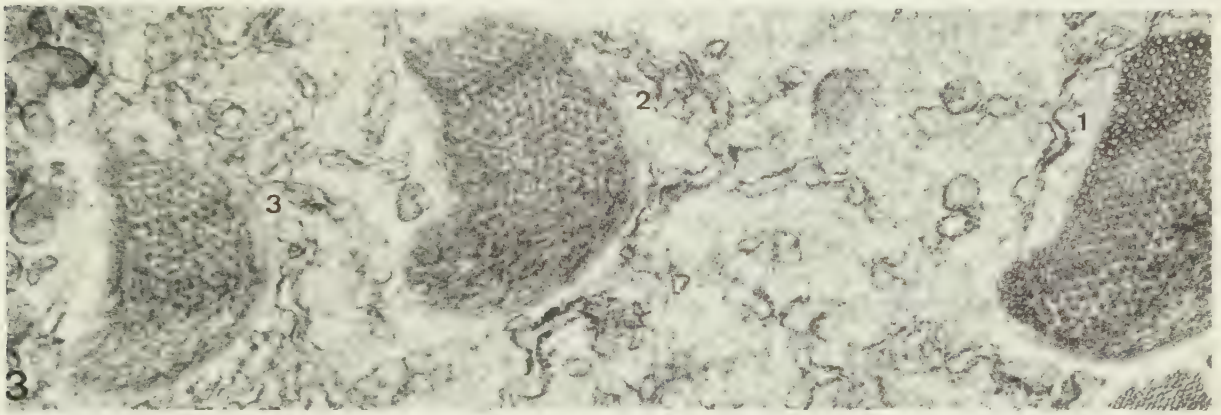
Fig. 3 - Frontonia depressa (= parvula).
(X 36 000).
Némadesme sans relation apparente avec un cinétosome (série ND5). Coupes transversales dans les plaques matricielles de trois némadesmes successifs. première coupe (1) intéresse les principales régions de la plaque matricielle : les fibrilles de la liaison, la zone d'élaboration des tubules, la zone claire et la zone sombre. Les coupes 2 et 3 intéressent uniquement la zone d'élaboration et les fibrilles de la liaison.

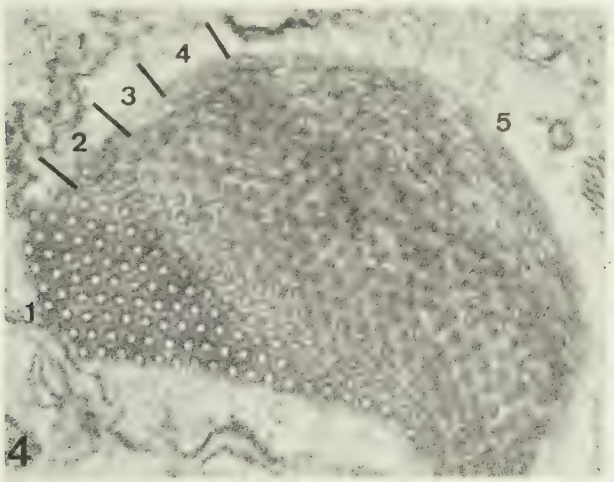
Fig. 4 - Frontonia depressa (= parvula).
(X 60 000).
Némadesme sans relation apparente avec un cinétosome (série ND5). Coupe transversale de la plaque matricielle du némadesme. On reconnaît la zone sombre (sous-jacente à la bande claire) ayant l'aspect d'une grille (secteur 1), la mince bande claire (secteur 2), la zone d'élaboration des tubules (secteurs 3 et 4). Dans cette zone, le premier secteur (3) est situé immédiatement au-dessus de la bande claire, le second (4) est en contact avec les extrémités des microfibrilles de la liaison qui constituent le dernier secteur (5) de la plaque matricielle.

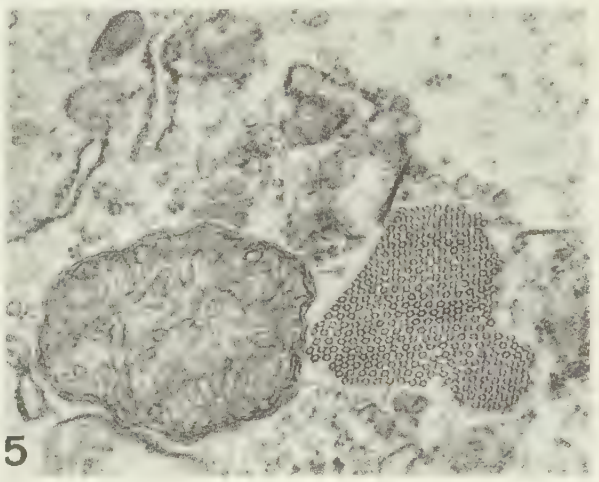
Fig. 5 - Frontonia depressa (= parvula).
(X 36 000).
Némadesme sans relation apparente avec un cinétosome. Coupe transversale au-dessous de la plaque matricielle intéressant les tubules du némadesme, régulièrement ordonnés en unités de 7, disposés en hexagones centrés et reliés entre eux par de fines desmoses. Sur les bords de cette plage tubulaire, on remarque que l'agencement régulier des tubules est perturbé ou incomplet par endroit.


1


2


1
2
3
3


1
2
3
4
5
4


5

d/ Némadesmes sans relation apparente avec les cinétosomes.

Il nous avait d'abord semblé que les quatre séries précédentes de némadesmes constituaient à elles seules "l'appareil fibrillaire buccal". Or, des observations effectuées sur Frontonia depressa (= parvula) et Frontonia atra nous ont permis d'identifier un autre type de némadesme dont les modalités d'élaboration sont pour le moins originales.

Chez ces deux espèces, on remarque à la droite des rangées de némadesmes vestibulaires, un nouvel alignement de némadesmes très développés dont les sections transversales s'inscrivent dans de volumineux rectangles de 340 mμ de long sur 170 mμ de large (Pl. XXII, fig. 2). Ils sont reliés indirectement à une strate microfibrillaire (Pl. XXIII, fig. 2) située sous la pellicule ectoplasmique à une distance de 500 mμ environ de la couche alvéolaire (Pl. XXIII, fig. 2). A partir de cette strate microfibrillaire se détachent des digitations toujours composées de microfibrilles simples (Pl. XXIII, fig. 2) qui convergent pour constituer une longue et large (600 mμ) liaison indirecte rubannée (Pl. XXIII, fig. 1). Cette liaison prend rapidement une structure périodique très marquée (Pl. XXIII, fig. 2 et Pl. XXIV, fig. 1 et 2) où des bandes sombres de 340 à 350 Å d'épaisseur alternent avec des espaces plus clairs de même grandeur et où l'on reconnaît cependant encore la texture microfibrillaire initiale. Cette structure périodique, visible sur toute la longueur de la liaison, disparaît aux abords immédiats de "la plaque matricielle" du némadesme (Pl. XXIV, fig. 1 et 2) où l'on retrouve une structure microfibrillaire simple. "Plaques matricielles" et némadesmes sont de type classique, mais les némadesmes de cette série se distinguent de ceux des autres séries, d'une part par la structure de leurs liaisons avec l'ectoplasme, et d'autre part, par l'absence de relations avec un quelconque cinétosome de la région buccale ou somatique.

La strate microfibrillaire d'où les némadesmes tirent leur origine se retrouve aussi dans des zones corticales très éloignées de la cavité buccale; elle pourrait correspondre au treillis infraciliaire qui existe chez les Ciliés du premier ensemble, auquel appartiennent les Frontonia (chapitre I). Il faut aussi préciser que ces némadesmes n'ont pu être observés jusqu'à présent, que chez des espèces appartenant au genre Frontonia (Didier 1970 a et b) et jamais chez les Disematostoma (Figures n° 9 et 10).

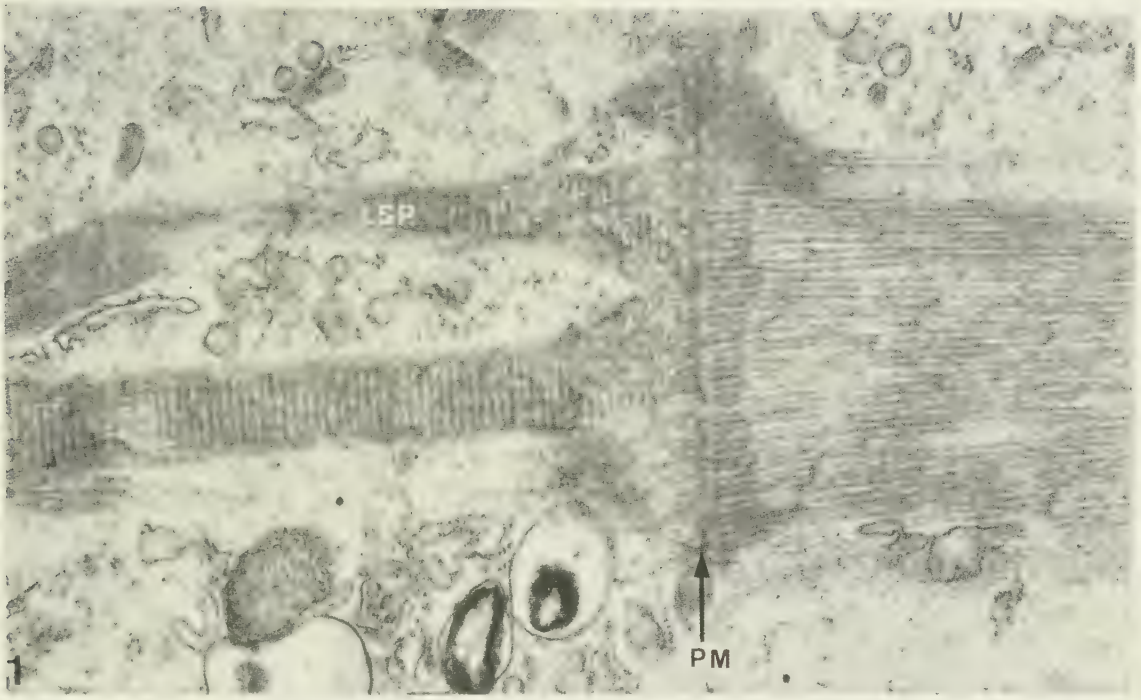
2. DISCUSSION.

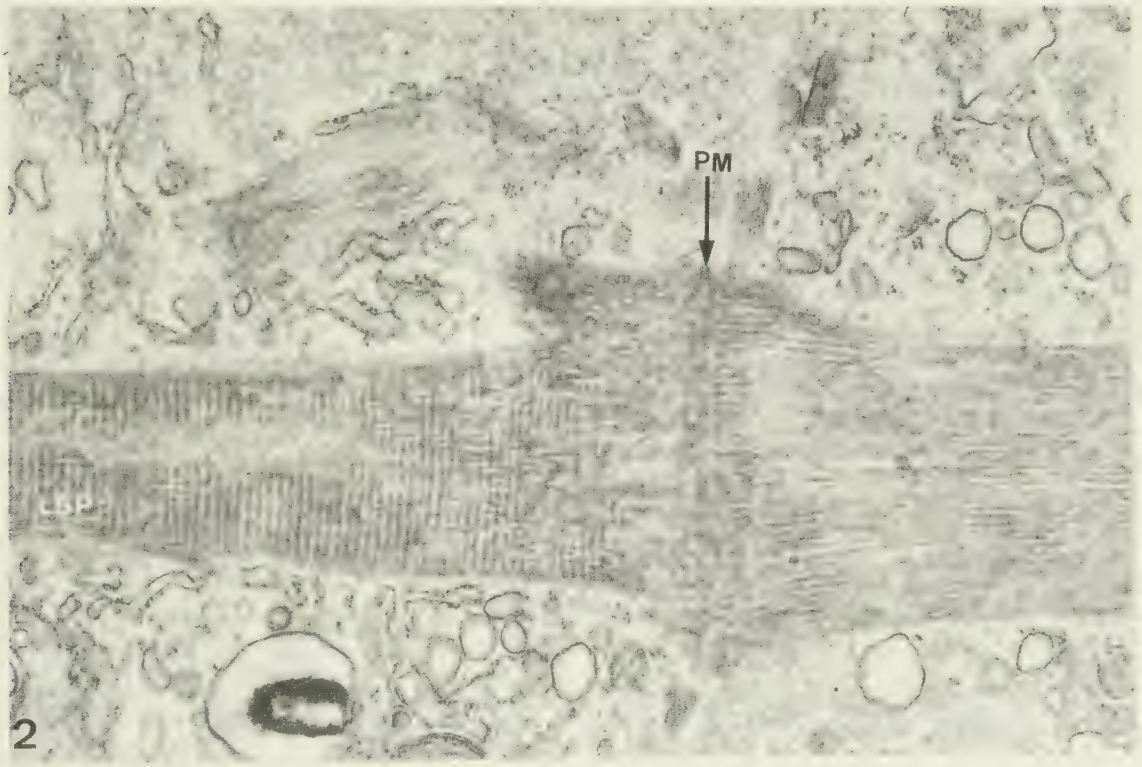
Nous avons réuni dans un tableau les différents types de némadesmes et leurs caractéristiques pour les genres Frontonia et Disematostoma (tableau n° 7). Ces observations mettent en évidence l'importante prolifération des némadesmes chez les Frontonia et les Disematostoma. Leur présence dans le territoire occupé par le complexe buccal et leur grande diversification dans leurs rapports avec les différentes structures ciliaires buccales et parabuccales nous amènent, d'une part, à discuter de l'organisation "de l'appareil fibrillaire buccal" et, d'autre part, peuvent servir à compléter nos connaissances sur les némadesmes et les modalités de leur élaboration.

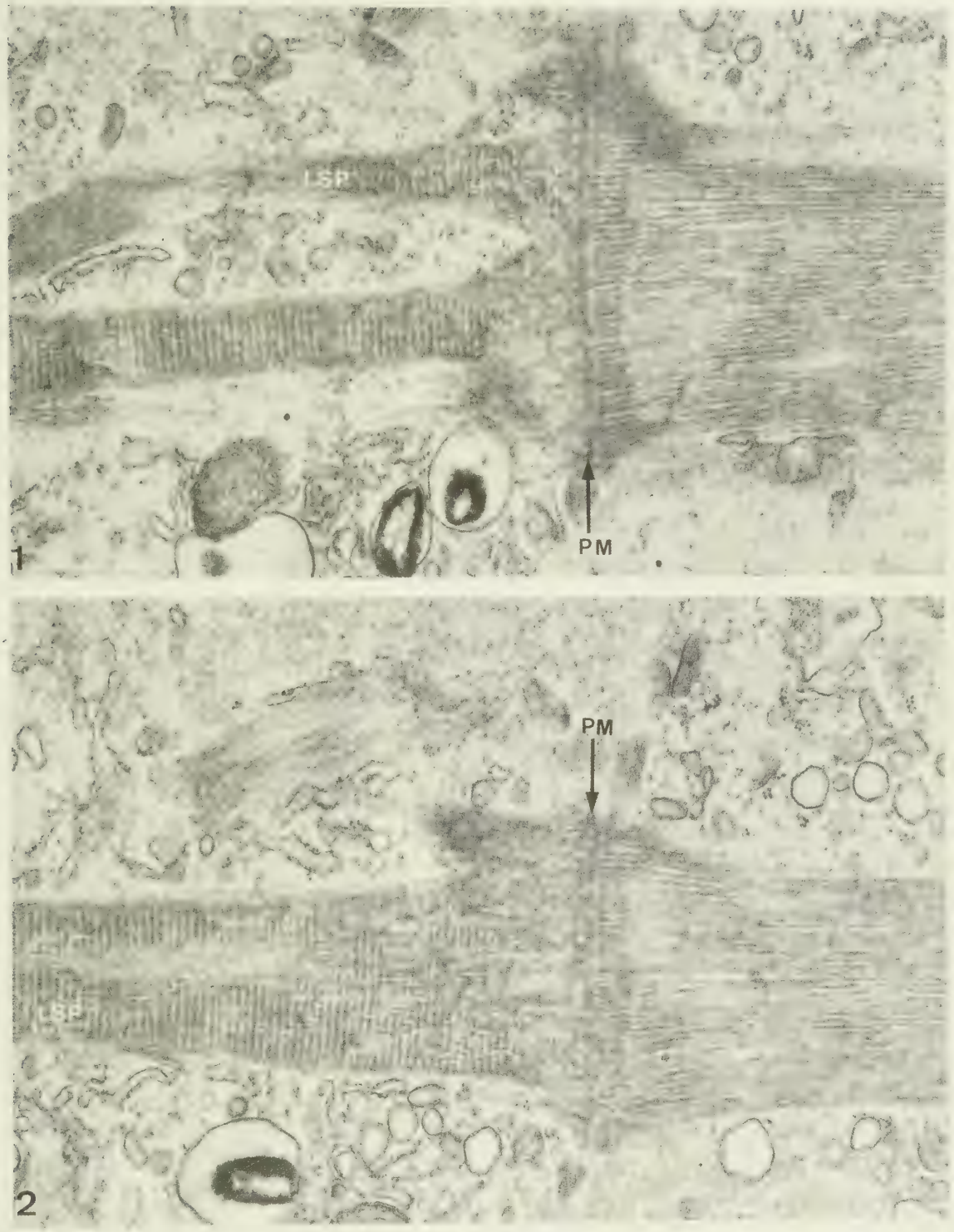
PLANCHE XXIV.

Fig. 1 et 2 - Frontonia depressa (= parvula).
(X 30 000).

Némadesme sans relation apparente avec un cinétosome (série ND5). Coupe longitudinale de deux némadesmes montrant successivement l'agencement de la liaison qui, microfibrillaire à son origine, s'organise périodiquement (LSP), la plaque matricielle des némadesmes (PM) et la zone des tubules. Aux abords immédiats de la plaque matricielle, on remarque que la liaison à structure périodique reprend son aspect microfibrillaire d'origine, qui peut aussi être observé à l'intérieur même de la liaison entre des zones structurées (figure 1). On pourra comparer ces figures avec celles de la Planche XXIII (figures 3, 4 et 5) et retrouver la correspondance avec les différents secteurs de la plaque matricielle.


LSP
PM
1


PM
LSP
2


LSP
PM
1
PM
LSP
2

Symboles	1ère série	2ème série	3ème série	4ème série	5ème série
	ND2	ND3	ND4	ND1	ND5
Relations avec	les cinétosomes des 3 peniculus par le réseau profond	les cinétosomes des 3 peniculus par le réseau superficiel et le réseau profond	les cinétosomes de la parorale par le réticulum à noeuds de condensation	les cinétosomes des cinéties vestibulaires par tractus microfibrillaire	pas de relation apparente avec des cinétosomes. Directement issus d'un strate microfibrillaire ectoplasmique
Type de la liaison	= indirecte	= indirecte	= indirecte	= indirecte	= "indirecte"
Structure de la liaison	toujours microfibrillaire (Disematostoma) microfibrillaire pouvant devenir périodique (Frontonia)	toujours microfibrillaires	réticulum microfibrillaire à noeuds de condensation et réseau superficiel plus ou moins imbriqués	microfibrillaire simple	microfibrillaire puis périodique
Situation	tout le long des peniculus	tout le long des peniculus double la 1ère série	régions antérieures et postérieures de la bouche	plusieurs rangées (1 par cinétie)	1 seule rangée à la droite de la dernière rangée de la 4ème série
Direction	plongent dans le cytoplasme	plongent dans le cytoplasme	plongent dans le cytoplasme	plongent dans le cytoplasme	plongent dans le cytoplasme
Relation entre les némadesmes au-dessus de la plaque matricielle	par le réseau profond	par le réseau profond et le réseau superficiel	par le réseau superficiel et le réticulum à noeuds de condensation plus ou moins imbriqués	néant	par la strate microfibrillaire ectoplasmique
Relation entre les némadesmes au-dessous de la plaque matricielle	néant	néant	néant	néant	néant
Genres	Frontonia et Disematostoma	Frontonia et Disematostoma	Frontonia et Disematostoma	Frontonia et Disematostoma	Frontonia

Tableau n° 7 - Récapitulation des caractéristiques des différentes séries de némadesmes, qui entrent dans la composition de l'armature buccale némadesmale composite des espèces des genres Frontonia et Disematostoma.

a/ Remarques sur les némadesmes et les modalités de leur élaboration.

Jusqu'à présent, on avait surtout rencontré des némadesmes étroitement accolés aux cinétosomes au point d'en obturer la zone proximale (Noirot-Timothée 1958-1960; Grain 1966 a-1969). Quelquefois cependant, on avait trouvé des némadesmes reliés à des cinétosomes par des liaisons indirectes plus ou moins longues (Roth et Shigenaka 1964; de Puytorac et Savoie 1968), mais ayant néanmoins une structure généralement microfibrillaire pour tous les némadesmes d'un même individu. Chez les Frontonia et les Disematostoma les némadesmes des quatre premières séries sont tous reliés à des cinétosomes de manière indirecte et séparés de ceux-ci par une distance variable.

A chaque série de némadesmes correspondent :

- une taille particulière des éléments constitutifs de la série.

- des cinétosomes appartenant à une structure buccale ou parabuccale particulière.

- un type de liaison némadesme - cinétosome particulier.

Nous apportons ainsi de nouveaux exemples de relations indirectes entre némadesmes et cinétosomes, assurées par des liaisons qui sont :

- soit microfibrillaires simples

- soit microfibrillaires à plages de structure périodique

- soit microfibrillaires en réseau à noeuds de condensation.

La cinquième série de némadesmes est très spéciale puisqu'elle ne semble pas avoir de liaisons avec les cinétosomes, mais seulement avec une couche microfibrillaire périphérique.

Comment peut-on essayer d'expliquer la formation de tous ces différents types de némadesmes ?

On admet en général que les cinétosomes possèdent la possibilité d'amorcer la polymérisation d'un précurseur protéique sous l'influence d'un germe déjà structuré (Fauré-Frémiet 1970) dans un territoire privilégié qui leur est étroitement accolé : c'est le cas, chez les némadesmes en relation directe avec les cinétosomes. Il faudrait alors, à propos des némadesmes que nous venons de voir, supposer deux modes d'élaboration.

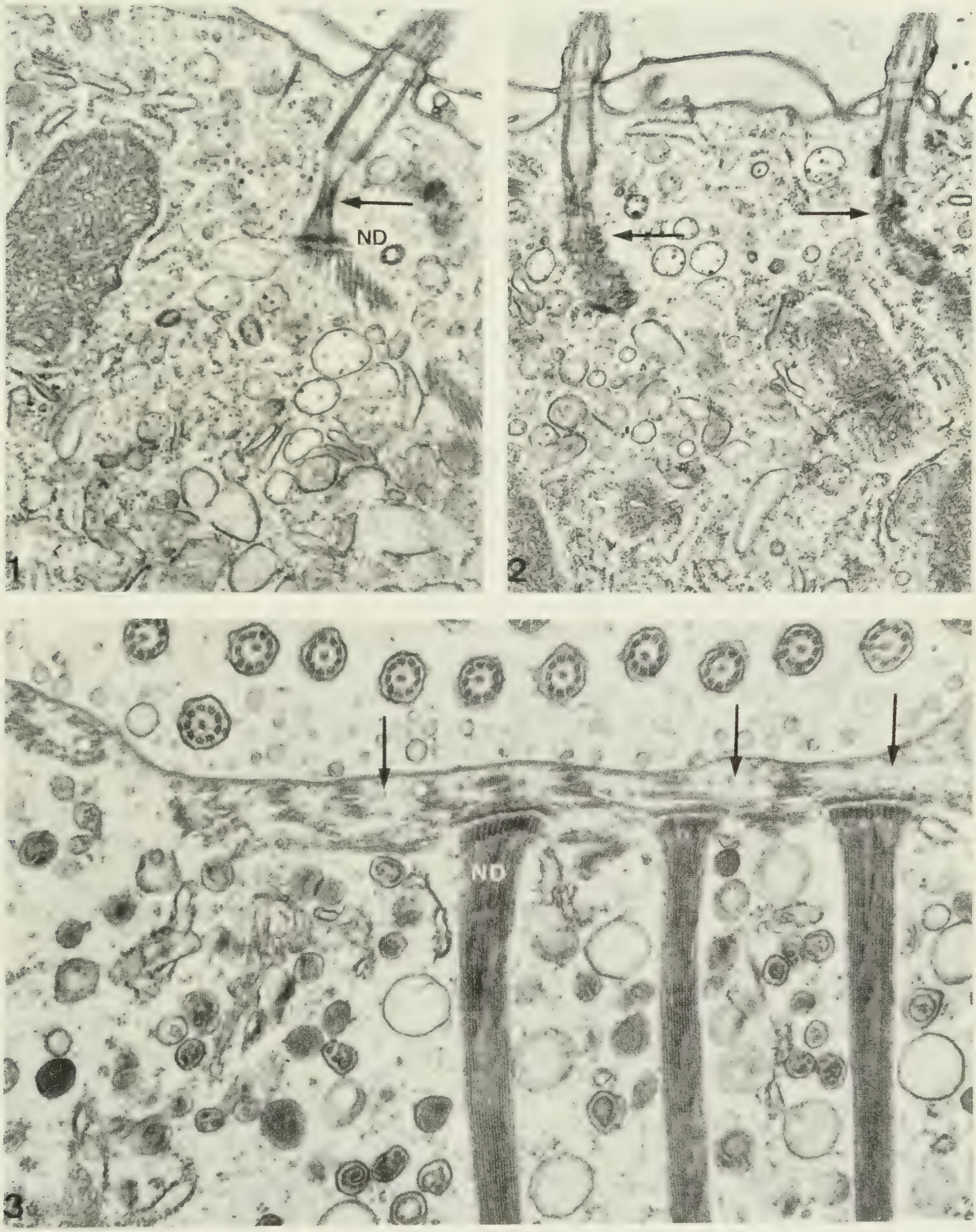
Ou bien le cinétosome possède seul le pouvoir d'induction, et les némadesmes, dont l'amorce a été donnée à proximité de ce dernier, se sont secondairement éloignés à des distances plus ou moins grandes des cinétosomes tout en conservant des relations avec lui ou en s'isolant totalement (Golinska et Grain 1969; Tucker 1970 a); ou bien, il peut apparaître dans la cellule des centres organisateurs, totalement ou partiellement indépendants du cinétosome, la présence d'un germe structuré n'étant pas obligatoirement nécessaire pour déclencher une polymérisation (Fauré-Frémiet 1970).

Ceci nous amène à considérer sous un nouvel aspect la cinquième série de némadesmes. Dans ce cas, si les liaisons avec les cinétosomes n'existent vraiment pas, c'est que ces structures se forment dans des territoires morphogénétiques très localisés, dotés d'un pouvoir d'induction et d'un précurseur protéique suffisants pour leur donner naissance. Ces territoires s'apparenteraient aux systèmes désignés sous le nom de matières nématopoiétiques (Fauré-Frémiet 1970). Mais il reste à vérifier qu'au cours de la

PLANCHE XXV.

Fig. 1 - Disematostoma invallatum.
(X 30 000).
Coupe longitudinale dans la région des cinéties vestibulaires montrant un némadesme (ND) de la série 1 et ses relations (flèche) avec un cinétosome d'une cinétie vestibulaire. On remarquera le court trajet de la liaison intermédiaire microfibrillaire (flèche) entre la base du cinétosome d'où elle tire son origine et la plaque matricielle du némadesme. Comparer aussi la taille du némadesme avec celle du némadesme de la Planche XXIV.

Fig. 2 - Disematostoma invallatum.
(X 18 000).
Coupe perpendiculaire dans le plancher de la cavité buccale de la région postérieure de la bouche. On observe immédiatement sous le plancher l'imbrication d'un réseau microfibrillaire (*) et d'un réseau microfibrillaire à noeuds de condensation (flèche) formant une mince strate à laquelle sont directement accolés les némadesmes (ND) de la série 4. Dans le cytoplasme, on remarque deux types de vésicules : les unes volumineuses et au centre clair, les autres plus petites limitées par une membrane et englobant des particules entourées elles aussi par une membrane.


ND
1
2
ND
3

morphogénèse de bipartition, il n'y a pas effectivement contact, puis séparation totale entre les cinétosomes et les némadesmes de la cinquième série.

Quelles que soient leurs relations avec les cinétosomes, tous les némadesmes décrits sont régulièrement constitués par une plaque de matériel dense sous laquelle se trouve une plage claire puis une nouvelle bande sombre dans laquelle naissent perpendiculairement les microtubules. Des coupes légèrement obliques de la "plaque matricielle" des némadesmes de la cinquième série ont retenu notre attention. Cette région où croissent les microtubules (Pl. XXIV, fig. 1 et 2) est très large, ce qui facilite les observations. L'unité d'agencement du système paracristallin ainsi révélé est représentée par 7 tubules associés : un tubule central entouré par six autres dessinant un hexagone (Pl. XXII, fig. 2 et Pl. XXIII, fig. 5). Nous pouvons observer la stricte régularité de cet agencement près de la "base" des némadesmes (Pl. XXIII, fig. 3 et 4), c'est-à-dire au niveau "de la plaque matricielle" au départ des tubules.

Dans la zone sombre sous-jacente à la bande claire, on reconnaît les unités à sept tubules noyés dans un "ciment" très dense aux électrons, qui entoure chaque tubule, l'ensemble ayant l'aspect d'une plaque percée de trous régulièrement disposés (Pl. XXIII, fig. 3 et 4). Au-dessus des tubules enrobés dans la matrice générale, on trouve toujours la même organisation et la même disposition des tubules, mais le "ciment" s'estompe et devient moins dense sur une courte distance qui correspondrait à la bande claire intercalée entre les deux plages sombres (Pl. XXIII, fig. 4 et Pl. XXIV, fig. 1 et 2). Sous la plaque matricielle, nous observons encore l'agencement régulier du système paracristallin mais nous n'avons pas les mêmes images que dans les deux zones précédentes. On ne distingue plus la périphérie et le centre des tubules, on ne trouve que des plages denses aux électrons, d'un diamètre sensiblement égal au diamètre externe des tubules placés au-dessous et séparés par le même matériau déjà observé dans la bande claire (Pl. XXIII, fig. 4). "La plaque matricielle" devient ensuite opaque, l'agencement paracristallin est difficilement reconnaissable et nous atteignons la zone des microfibrilles de la liaison indirecte (Pl. XXIII, fig. 4). En comparant ces images à celles que nous avons obtenues sur des sections longitudinales (Pl. XXIV, fig. 1 et 2) et transversales (Pl. XXIII, fig. 5), il est possible d'imaginer la fabrication du némadesme dans cette zone matricielle.

Au bout du large ruban périodique et microfibrillaire de la liaison, existe une première plage constituée par une substance qui serait le précurseur à partir duquel s'effectuent la formation et l'accroissement des tubules du némadesme. Ces tubules sont ouverts au sommet mais leur périphérie est reliée à cette substance qui forme un capuchon à partir duquel commencent leur organisation et leur accroissement. Ce dernier s'effectue d'abord sur une petite distance qui correspond à la zone claire, puis les tubules sont enfin insérés dans un "ciment" dont le rôle serait d'assurer une bonne cohésion de l'ensemble à son départ et de guider la progression. Cette région correspond à la bande sombre sous-jacente à la première zone d'accroissement représentée par la bande claire. L'architecture des tubules étant consolidée, l'allongement se poursuit et seules de fines desmoses relient entre elles les unités tubulaires du système paracristallin (Pl. XXIII, fig. 5 et Pl. XXII, fig. 2).

Nous interprétons et reconstituons cette organisation sur le schéma (Figure n° 11) qui résume les stades successifs de la formation d'un némadesme. Ce schéma est à rapprocher d'un essai semblable réalisé par Roth et Shigenaka (1964) au cours d'une étude des dérivés ciliaires chez Diplodinium ecaudatum.

PLANCHE XXVI.

Fig. 1 - Disematostoma colpidioïdes.
(X 12 000).
Section perpendiculaire dans la région de la fosse buccale. On observe quelques némadesmes appartenant aux différentes séries (ND1, ND4, ND3) qui entourent l'aire d'ingestion. On remarque la disparition de la membrane interne et une grande invagination (flèche). La zone dépourvue de membrane interne est dentelée et conserve les rideaux de microtubules. Le cytoplasme présente le même aspect que celui observé Planche XXV (fig. 3), mais on remarque ici la présence de vésicules aplaties près des vésicules sphériques claires. Dans cette région, on n'aperçoit ni trichocyste ni toxicyste.

Fig. 2 - Disematostoma colpidioïdes.
(X 20 000).
Section perpendiculaire n'intéressant probablement qu'une petite portion de la fosse buccale (limitée par les deux flèches). On retrouve comme dans la figure précédente (Figure 1) la différence de constitution du cortex due à l'absence des alvéoles et de la membrane interne (comparer avec la zone des crêtes toute proche (CRA)). On distingue les rideaux de tubules et les vésicules plates, lenticulaires, logées entre ces derniers. Dans le cytoplasme, alternent les deux types de vésicules.

P3
ND3
ND2
ND1
CV

P3
CRA
SP

L'intérêt présenté par cette cinquième série de némadesmes réside :

- dans leur très grande taille (ce qui facilite l'observation de la zone de construction du némadesme).

- dans l'absence de contact même indirect avec un cinétosome (ce qui n'empêche pas son élaboration).

Ceci en fait un matériel de choix pour illustrer la notion de matrice morphopoiétique. Le terme de plaque matricielle proposé par Fauré-Frémiet (1970) trouve ici une bonne illustration et traduit bien le rôle élaborateur du matériau dense qui compose la première bande sombre du némadesme appelée parfois plaque de départ (Grain 1969).

Si les sections transversales au niveau des tubules nous ont habitué à reconnaître un agencement paracristallin composé d'unités hexagonales centrées, on remarque cependant (Pl. XXII, fig. 2), soit à la périphérie, soit au coeur même de ces sections, des espaces où il est difficile de distinguer l'ensemble complet des 7 tubules ainsi que leur disposition régulière en hexagone. Tucker (1970 b) a fait remarquer, en modifiant la division de Nassula par des chocs thermiques, que les tubules des némadesmes du "basket" de ce Cilié étaient anormalement disposés. D'après Tucker, le choc thermique inhibant l'initiation des tubules des némadesmes, il est probable qu'il induit également des arrangements anormaux dans les sites initiateurs où la formation des tubules a commencé juste avant l'application du choc thermique. En comparant ces résultats expérimentaux avec nos observations réalisées dans des conditions normales, on peut penser que la plaque matricielle n'a pas fonctionné dans son ensemble d'une manière régulière, ce qui expliquerait que certaines unités de tubules soient incomplètes, en particulier à la périphérie du némadesme. Ces remarques augmentent l'intérêt des némadesmes de la cinquième série où le seul centre organisateur se trouverait alors concentré dans la plaque matricielle, au milieu du cytoplasme, à condition qu'aucun contact préalable n'ai été décelé avec un cinétosome au cours de la division, comme c'est le cas par exemple chez certains Ciliés Gymnostomes (Golinska et Grain 1969; Tucker 1970 a). L'organisation de ces némadesmes donne une place prépondérante aux matrices pouvant exister dans le cytoplasme et où l'élaboration des tubules et leur disposition sont déjà réglées; les desmoses ne serviront que secondairement pour stabiliser la distribution préexistante. Ces suggestions sont à opposer à celles qui ont été faites sur la distribution et les arrangements des tubules des axopodes de l'Héliozoaire Echinosphaerium (Tilney 1968; Tilney et Byers 1969; Roth, Pihlaya et Shigenaka 1970) où le rôle prépondérant dans la distribution des tubules est joué par les connexions intertubulaires elles-mêmes, alors que les centres initiateurs ont des rôles moins importants (ils fabriquent ces tubes mais ne les assemblent pas).

b/ Remarques sur la répartition des différentes séries de némadesmes.

Très souvent, les némadesmes sont localisés autour de l'appareil digestif des Ciliés (Rouiller, Fauré-Frémiet et Gauchery 1957). Ils sont à l'origine de nombreuses armatures variées dont la dénomination est basée sur leur aspect morphologique. Très fréquents chez les Gymnostomes, ils peuvent se rassembler et former une nasse lorsque leurs extrémités apicales sont reliées par un anneau fibrillaire : c'est le cas chez les Nassulidae et Paranassulidae (Fauré-Frémiet 1961 b et 1962 a; Tucker 1968), les Microthoracidae (Prelle 1965; Fauré-Frémiet et André 1967; Peck 1971) et chez Chlamydodon pedarius (Kaneda 1962),

Prorodon viridis, Prorodon palustris (de Puytorac 1964 b-1968) et Prorodonella uncinata (Pyne et Tuffrau 1970). Dans d'autres cas, ils ne sont pas réunis entre eux et constituent alors des pseudonasses comme celles de Plagiocampa ovata (Fauré-Frémiet et André 1965), d'Holophrya vesiculosa (de Puytorac 1965), des Dileptus (Dragesco, Auderset et Baumann 1965; Grain et Golinska 1969) et des Buetschliidae (Grain 1964-1965-1966 a).

Chez les Frontonia et les Disematostoma, il ne peut être question de nasse ou de pseudo-nasse au sens strict, d'une part, parce que les némadesmes ne sont pas répartis selon un cercle ou plusieurs cercles concentriques comme chez les Gymnostomes par exemple, et d'autre part, parce que tous les némadesmes de l'armature buccale n'ont pas la même origine.

En effet, les némadesmes sont ici disposés selon deux arcs qui encadrent, à droite et à gauche, l'aire d'ingestion proprement dite. L'arc gauche est composé des deux alignements de némadesmes issus des peniculus. L'arc droit est constitué par les némadesmes issus de la parorale et par ceux issus des cinéties vestibulaires (plusieurs alignements); chez les Frontonia, il faut y ajouter la cinquième série de némadesmes. Cependant, il est peut-être possible de rapprocher les séries issues des peniculus à gauche de celles issues de la parorale (localisées dans les régions antérieure et postérieure de la bouche) et incorporées dans l'arc droit, car toutes sont reliées à un système de microfibrilles superficiel. Ainsi, les trois séries ND_2, ND_3, ND_4 pourraient être considérées comme un ensemble encadrant étroitement la zone d'ingestion. De toutes façons, il y a chez les Frontonia et les Disematostoma, une certaine dissymétrie dans l'armature buccale némadesmale par rapport à l'axe de la bouche, ce qui confère aux deux genres une certaine originalité par rapport aux autres Ciliés à armature buccale némadesmale.

Les relations entre cinétosomes et némadesmes sont ici permanentes (exception faite pour la cinquième série chez les Frontonia); ces relations sont indirectes et assurées par des liaisons microfibrillaires simples ou à noeuds de condensation.

Chez de nombreux Ciliés, les relations cinétosome - némadesmes sont également permanentes dans la zone d'ingestion, à savoir qu'elles subsistent après la fin de la division. C'est le cas pour les Gymnostomes Pseudomicrothorax dubius (Fauré-Frémiet et André 1967; Peck 1971), Leptopharynx costatus (Prelle 1965), Prorodon palustris (de Puytorac 1965), Prorodon viridis (de Puytorac et Savoie 1968), Brooklynella hostilis (Lom et Corliss 1971), Didinium (Wessenberg et Antipa 1968), Lacrymaria olor (Didier et Bohatier 1970; Bohatier 1970) et de nombreux Buetschliidae (Grain 1966); pour les Trichostomes Isotrichidae et Paraisotrichidae (Grain 1966), Balantidiidae (de Puytorac et Grain 1965; Grain 1966 b) et Loxodidae (de Puytorac et Njiné 1971), pour des Hétérotriches et des Entodiniomorphes (voir mise au point de Grain, 1969).

Par contre, il existe des Ciliés tels que Nassula (Tucker 1970 a) et Dileptus (Golinska et Grain 1969) où les rapports entre némadesmes et cinétosomes sont représentés par des liaisons temporaires, visibles seulement au moment de la division ou au cours de la régénération.

Par leurs quatre premières séries de némadesmes, les Frontonia et les Disematostoma sont donc à rattacher au groupe de Ciliés à liaisons permanentes; par sa cinquième série de némadesmes, il est possible que Frontonia se rattache aux groupes de Ciliés à liaison temporaire, mais cela n'est pas prouvé puisqu'on ignore le mode d'apparition de cette cinquième série lors de la division.

Enfin, il faut remarquer que chez les Frontonia et les Disematostoma, certains némadesmes sont réunis entre eux par des tractus microfibrillaires, alors que d'autres restent isolés.

Ainsi les némadesmes des "cinéties vestibulaires" sont isolés les uns des autres. Par contre, ceux de la parorale sont unis au-dessus de leur plaque matricielle par le réticulum à noeuds de condensation qui les relie en même temps aux cinétosomes; de la même façon, les deux séries de némadesmes péniculiens sont unies entre elles, au-dessus de leur plaque matricielle, par le réseau microfibrillaire profond et superficiel. On peut alors considérer que les némadesmes de la parorale forment de leur côté une demi-nasse (arc incomplet où seules les extrémités antérieure et postérieure sont caractérisées par les némadesmes de la 4ème série), tandis que de l'autre côté une autre demi-nasse complète est constituée par les némadesmes des peniculus.

L'armature buccale némadesmale des Frontonia et des Disematostoma est donc très originale puisque composée : d'abord de deux demi-nasses encadrant l'aire d'ingestion, puis d'une série de némadesmes vestibulaires indépendants qui renforcent la demi-nasse droite incomplète. Les Frontonia se distinguent par l'adjonction, sur ce même côté droit d'une armature encore plus externe. Il est possible d'employer pour désigner une telle structure le terme d'armature buccale némadesmale composite dont les caractéristiques sont les suivantes :

- Némadesmes en relation permanente avec les cinétosomes des différents constituants de la cavité buccale (exception pour la série supplémentaire des Frontonia).

- Liaisons permanentes indirectes assurées par du réticulum microfibrillaire, avec ou sans noeuds de condensation.

- Dissymétrie par rapport à l'axe de la bouche dans la disposition des rangées de némadesmes qui ne se répartissent pas sur un cercle unique ou sur plusieurs cercles concentriques.

- Absence de soudure entre les némadesmes au-dessous de leur plaque matricielle.

- Présence de deux demi-nasses gauche (à deux rangées) et droite (incomplète) annexées aux peniculus et à la parorale reliées par le réticulum microfibrillaire issu des peniculus et par l'imbrication de ce dernier et du réseau tridimensionnel issu de la parorale.

- Présence de plusieurs séries de némadesmes vestibulaires renforçant la demi-nasse droite.

- Présence chez les Frontonia d'une série supplémentaire de némadesmes.

B - NEMADESMES LOCALISES SUR UN SEUL COTE DE LA CAVITE BUCCALE.

Cas des espèces appartenant aux genres Paramecium et Faurella.

Chez les Paramécies, on sait que la paroi droite de la cavité buccale est renforcée par des faisceaux de longues fibres, qui correspondent aux fibres postoesophagiennes de Lund (1933). Ces très volumineux rassemblements de fibres ont été retrouvés en microscopie électronique chez les espèces les plus connues de Paramécies. Schneider (1964 a) les observe chez Paramecium aurelia, Pitelka (1968) chez Paramecium multimicronucleatum et Jurand et Selmann (1969) chez Paramecium aurelia. Ces amas de fibres très longues se présentent, sur des sections transversales, comme des microtubules de 25 à 30 mμ de diamètre (Pitelka 1968; Jurand et Selman 1969) agencés en némadesmes c'est-à-dire disposés en hexagones centrés, et reliés par de fines desmoses (Pitelka 1968). Cependant aucune plaque matricielle n'a été observée; seule la partie tubulaire est toujours visible. Cette organisation est décelée sous les "ribbed wall". Des images identiques ont été obtenues chez Faurella thermalis (Didier 1968) sous la même zone de crêtes. Comme chez les Paramécies, on reconnaît ici (Pl. XXXII, fig. 1) des ensembles de tubules dont le nombre varie de 4 à 20 d'un groupe à l'autre. L'organisation en hexagone est très perturbée. Au centre des groupes, la structure paracristalline est très reconnaissable alors qu'à leur périphérie, elle est incomplète. L'origine de ces némadesmes n'a pas été reconnue : seuls quelques documents montrent au moment de la division, une relation entre des cinétosomes et des microtubules (Jurand et Selman 1969). Ces némadesmes sont les seuls qui existent chez les genres Paramecium et Faurella, localisés sur le côté droit sous la parorale et se poursuivant sous les crêtes. Aucun contact ne peut être mis en évidence ni avec les cinétosomes de la parorale, ni avec les cinétosomes des cinéties vestibulaires toutes proches, ni avec ceux de la parorale.

On peut rapprocher de ces deux exemples celui de Lembadion lucens (de Puytorac 1957) où des groupements de némadesmes dont l'origine n'a pu être précisée, sont orientés dans le sens de la longueur de la bouche et renforcent le plancher de la région postérieure de celle-ci.

C - CAS DES ESPECES NE POSSEDANT PAS DE NEMADESMES.

1. Urocentrum turbo.

Nous avons montré (Didier et de Puytorac 1968) chez ce Péniculien, dont le vestibule est dirigé obliquement par rapport à l'axe antéro-postérieur, qu'il existait une paroi gauche concave et une paroi droite convexe très évasée sur laquelle est implanté le champ vestibulaire. Une très nette différence de structure est visible entre la paroi concave du vestibule (le plafond) et la paroi convexe (le plancher) jouxtant le champ vestibulaire (Pl. XVII, fig. 1). Le plancher est recouvert par des crêtes qui prolongent celles que nous avons décrites près de la parorale. Sous ces crêtes, on trouve successivement un réseau microfibrillaire tridimensionnel, une plage cytoplasmique très fournie en réticulum endoplasmique (Pl. XXX), et enfin une épaisse couche de réticulum microfibrillaire (Pl. XII, fig. 1 et 2 et Pl. XXX). Aucun némadesme n'est visible dans cette région tout comme à proximité de l'étroit goulot par lequel s'effectue la communication entre cavité buccale et vacuole digestive (Pl. XXVIII, fig. 2). Le réticulum microfibrillaire le plus profondément enfoncé sous les crêtes est issu d'une part des peniculus et d'autre part de la parorale (Pl. XII, fig. 1 et 2 et Pl. XXVIII, fig. 1). Les microfibrilles originaires de ces différentes formations vont se rejoindre pour constituer "l'armature" la plus profonde "du plancher". Le réseau tridimensionnel plus superficiel, a lui aussi une double origine. La première que nous ayons déjà reconnue (Didier et de Puytorac 1968) est située près des cinétosomes du "champ vestibulaire" (Pl. XXIX, fig. 1 et 2). L'originalité de ce réseau réside dans son point de départ qui ne se trouve pas sous la partie proximale des cinétosomes mais sur le côté de la paroi du cylindre cinétosomien, au-dessus de la zone du "cartwheel" (Pl. XXIX, fig. 2). C'est un réticulum à noeuds de condensation typique, à mailles hexagonales, dont les noeuds mesurent 230 à 300 Å d'épaisseur. La distance d'un noeud à l'autre varie de 1700 à 1900 Å. Si ce réticulum n'a pas de contact direct avec celui qui est issu des peniculus (Didier et de Puytorac 1968), il en a par contre avec celui qui est originaire de la parorale.

On constate sur les sections intéressant cette dernière, que les cinétosomes de la parorale produisent en profondeur le réticulum microfibrillaire qui va se diriger à la rencontre de celui qui est en relation avec les peniculus. On remarque aussi des microfibrilles qui remontent vers la surface pour se mêler au réticulum à noeuds de condensation présent sous les crêtes (Pl. XXVIII, fig. 1). Les cinétosomes de la parorale participent ainsi à l'élaboration du réseau tridimensionnel sous-jacent aux crêtes.

Le plancher du vestibule est donc doublé par deux couches successives de réticulum microfibrillaire de nature différente entre lesquelles s'intercale une zone cytoplasmique riche en réticulum endoplasmique (Didier et de Puytorac 1968). Des sections tangentielles de cette région nous montrent que l'épaisseur du réticulum à noeuds de condensation suit la courbure du plancher (Pl. XXX). L'ensemble du réticulum peut être assimilé à une lentille convexe. Il n'y a pas d'armature buccale némadesmale.

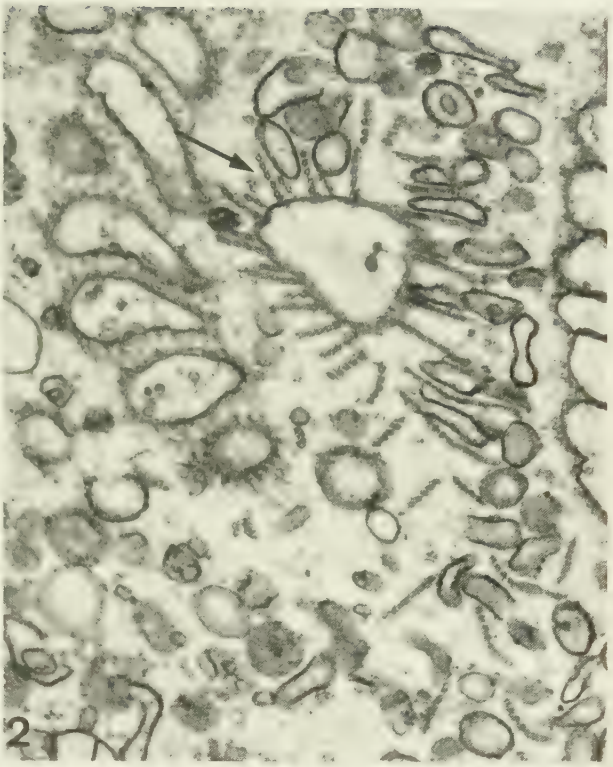
PLANCHE XXVII.

Fig. 1 - Frontonia depressa (= parvula).
(X 48 000).
Coupe perpendiculaire dans le plancher buccal. On remarque les rideaux de microtubules de composition inégale (5 + 2) au sommet des ponts cytoplasmiques comparables aux crêtes argyrophiles. Il faut noter les variations de composition des limites membranaires. Près des rideaux, l'organisation est identique à celle des crêtes ou à celle qu'on rencontre dans les "ribbed wall" de Paramecium. On reconnaît cependant des variations dans cette organisation. En avant des structures décrites, on n'observe qu'une seule membrane unitaire sus-jacente à des microtubules (TU). Ces derniers s'enfoncent dans le cytoplasme (flèche) qui à ce niveau est occupé par des vésicules qui rappellent les "disc-shapped bodies" (*).

Fig. 2 - Frontonia depressa (= parvula).
(X 40 000).
Coupe transversale dans le plancher buccal. On remarque une ouverture dont la périphérie est renforcée par des rideaux de microtubules (flèche). La composition de ces rideaux est la même que celle rencontrée dans les rideaux des crêtes. Comme sur la figure précédente, on rencontre autour de cette ouverture, de nombreuses vésicules. Ces figures rappellent l'organisation d'un cytopharynx. Dans le cas considéré, il est possible d'en observer souvent dans la zone de la "fosse buccale". Nous pensons qu'il s'agit ici de "cytopharynx temporaire" qui permette à l'Infusoire d'ingérer de grosses proies; tandis que les vésicules sont liées à des processus de pinocytose active permettant l'ingestion de proies plus petites.

Fig. 3 - Frontonia invallatum.
(X 24 000).
Coupe longitudinale dans la région de la parorale. On distingue les deux cinétosomes de la dyade (CA - CP) et le réseau microfibrillaire à noeuds de condensation (RM) qui prend naissance dans leur partie proximale. Le némadesme particulier qui leur est associé est en contact étroit d'une part avec le réseau et d'autre part avec le cinétosome non cilifère (CP) par l'intermédiaire d'un tractus (flèche). Ce némadesme montre son agencement classique, avec sa "plaque matricielle" à laquelle succèdent les microtubules vus ici en coupe transversale.

TU
1


2

CP
CA
ND
RM
3

2. Turaniella vitrea.

Les cinétosomes du peniculus et de la parorale produisent, à partir de leur zone proximale, des tractus microfibrillaires qui vont subir une transformation et s'agencer en larges cordons tridimensionnels où nous avons reconnu une organisation particulière (Didier, Iftode et Versavel 1970).

Une organisation identique se retrouve sous la zone des crêtes qui garnissent les deux parois du fond de la cavité (Didier, Iftode et Versavel 1970). Il s'agit ici de cordons de section grossièrement triangulaire dont les arêtes supérieures pénètrent dans les crêtes et s'intercalent entre les deux rideaux inégaux de microtubules (Pl. XXXI) sans toutefois atteindre la membrane unitaire externe. Un matériau microfibrillaire très lâche comble les intervalles entre ces formations réticulées et assure en même temps la jonction avec l'épaisse strate microfibrillaire du réseau superficiel qui double toute la surface de la cavité buccale (Didier, Iftode et Versavel 1970). Sous ce réseau s'étend un très long saccule de 650 Å d'épaisseur moyenne, entouré d'une membrane unitaire qui est bordée par des ribosomes uniquement sur son côté sus-jacent au cytoplasme profond (Pl. XXXI).

Le réticulum microfibrillaire du réseau profond des peniculus assure ainsi en certains points la formation de véritables "colonnes" triangulaires, où l'agencement des microfibrilles est organisé. Elles vont constituer des "colonnes" de soutien d'un type inédit, que l'on retrouve jusque sous les crêtes. Elles suppléent, dans ce cas, au manque de némadesmes ou de fibres postoesophagiennes et comme la double couche de réticulum microfibrillaire d'Urocentrum turbo, elles renforcent le plancher de la cavité buccale.

3. Conclusions.

Comparées aux Frontonia et Disematostoma qui présentent un développement important et une organisation complexe des némadesmes, les Paramécies et Faurella font figure de parents pauvres. A ces derniers genres, il convient d'ajouter d'une part Neobursaridium gigas (Nilsson 1969) qui possède des fibres pharyngiennes comparables par leur position et leur agencement aux fibres postoesophagiennes des Paramécies et d'autre part Lembadion lucens (de Puytorac 1968) qui, lui aussi, possède un système de némadesmes mieux organisé que celui des Paramécies. Par opposition, Urocentrum et Turaniella sont totalement dépourvus de structures semblables, remplacées par des réseaux de réticulum microfibrillaire qui soutiennent le plancher de leur cavité buccale.

Comme nous l'avons fait pour l'organisation corticale, on peut donc séparer l'ensemble des Péniculiens en deux grands groupes qui réunissent les espèces qui possèdent des némadesmes et celles qui n'en ont pas. Dans le premier groupe, on peut remarquer une tendance à la réduction des némadesmes qui semble aller de pair avec l'apparition d'une organisation de la cavité buccale où on peut reconnaître un vestibule auquel succèdent un cytostome et un cytopharynx généralement suivi d'une vacuole digestive. Dans le second groupe, cette réorganisation de la cavité buccale semble dispenser les espèces qui en font partie d'une architecture de soutien très conséquente et entraîne la seule présence de structures de rechange en l'occurence, des successions ou un agencement particulier et original de réticulum microfibrillaire.

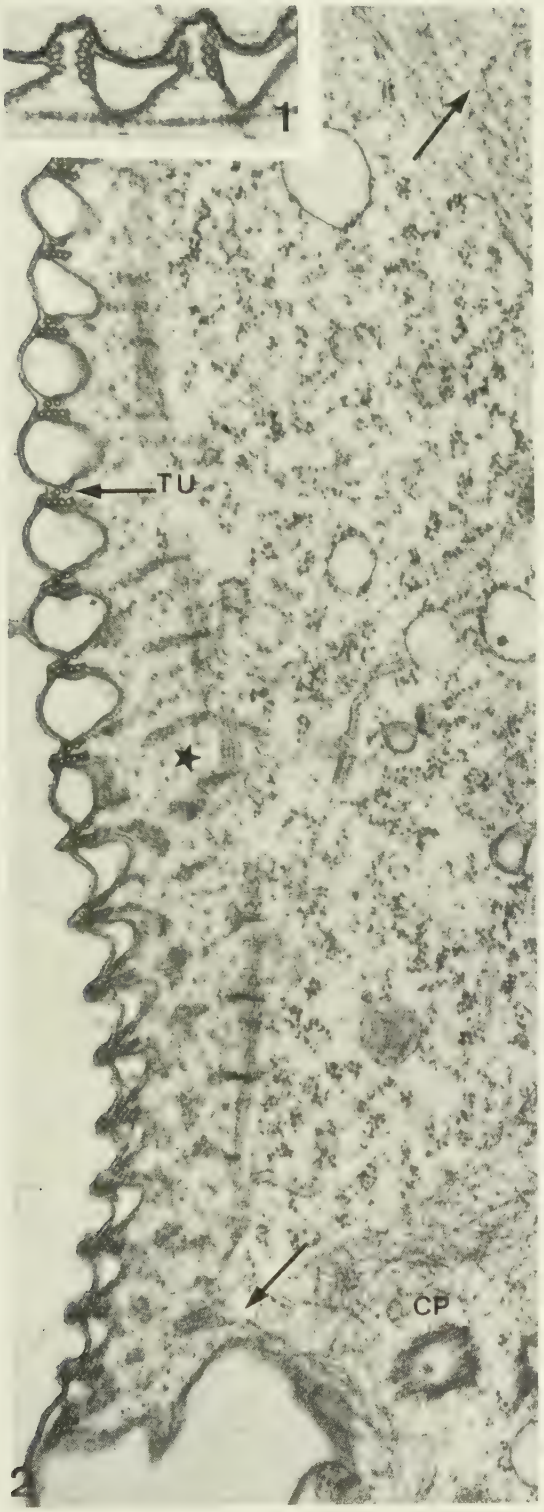
PLANCHE XXVIII.

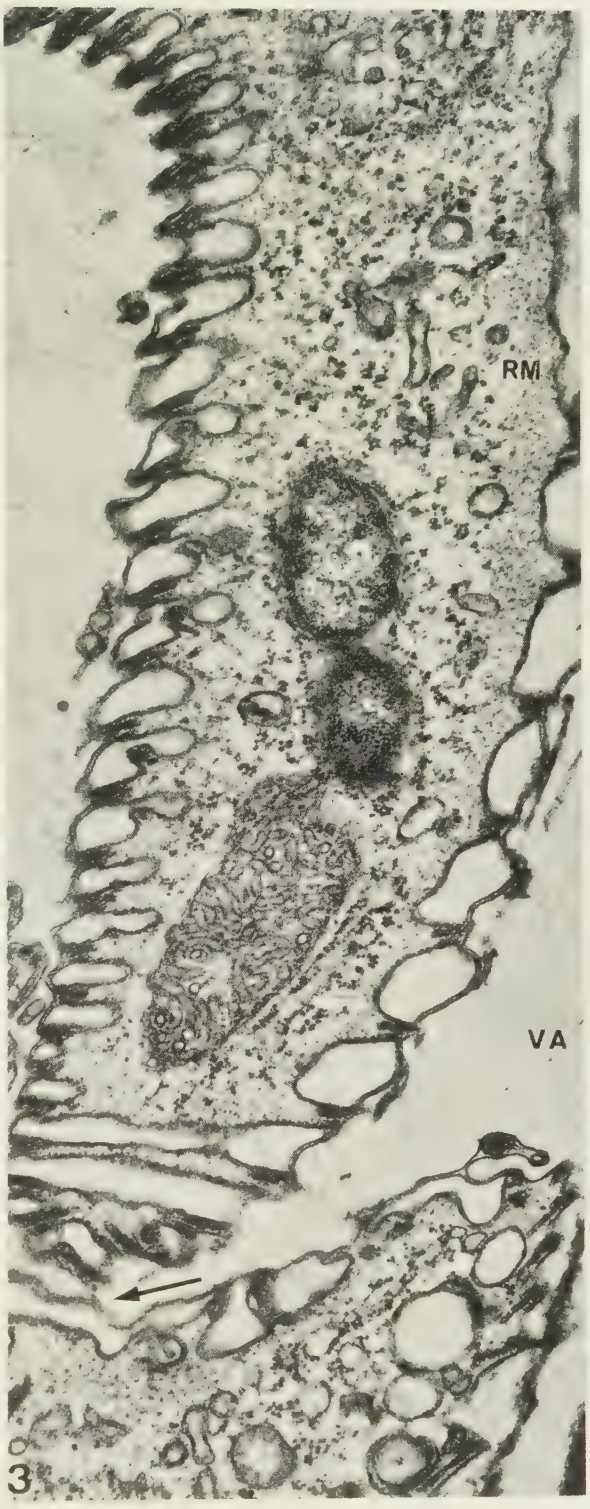
Fig. 1 - Disematostoma colpidioïdes.
(X 54 000).
Coupe perpendiculaire à la surface des crêtes. On remarque la présence d'une membrane externe sus-jacente à des alvéoles d'aspect triangulaire délimités par une membrane interne unitaire. Entre les alvéoles, existent des ponts cytoplasmiques renforcés par deux rideaux de microtubules. Le rideau le plus important comprend ici cinq microtubules tandis que l'autre n'en contient que deux.

Fig. 2 - Urocentrum turbo.
(X 30 000).
Coupe perpendiculaire dans la zone des crêtes. On retrouve la même organisation que chez Disematostoma colpidioïdes. La seule différence qui est remarquable à ce niveau est la composition des rideaux de tubules (flèche TU). Le plus développé en possède quatre tandis que l'autre n'a pas varié et en contient toujours deux. On remarque aussi un réseau microfibrillaire tridimensionnel sous-jacent aux crêtes qui entre en relation avec le réseau microfibrillaire issu de la parorale (flèches). Ce réseau double aussi le précédent en profondeur (flèches).

Fig. 3 - Urocentrum turbo.
(X 30 000).
Coupe sagittale oblique de la zone des crêtes. On retrouve la même organisation dans les crêtes que sur la figure précédente. La présence du réticulum microfibrillaire (RM) indique que celui-ci épouse la forme de la surface du territoire occupé par les crêtes qui est convexe et non plan. La section intéresse de ce fait une grande surface occupée par du cytoplasme sous-jacent au réticulum tridimensionnel microfibrillaire et précédant le réticulum microfibrillaire issu en partie de la parorale. On notera (flèche) l'étroit goulot qui sert de communication avec la vacuole digestive (VA). Remarquer aussi (petite flèche) les figures de desquamation fréquentes au niveau de la vacuole.

1


TU
CP
2


RM
VA
3

Nous pouvons donc dresser le tableau (Tableau n° 8) qui résume nos connaissances sur l'armature buccale des Péniculiens. On y retrouve alors les différents groupes que nous avons déjà distingués à propos de l'étude du cortex. Ainsi, si l'architecture et la constitution de l'armature buccale ne peuvent pas servir à caractériser les Péniculiens, elles permettent de reconnaître plusieurs groupes à l'intérieur de cet ensemble.

4. Remarques sur "les cinéties vestibulaires".

Au cours de nos observations sur les armatures buccales des Hyménostomes Péniculiens, nous avons employé très souvent les termes de "cinéties vestibulaires" ou de "champ vestibulaire" dans les paragraphes concernant les Frontonia, les Disematostoma et Urocentrum turbo. Ces termes ont été utilisés par Roque (1961 a) pour désigner soit des structures ciliaires situées à la gauche de la parorale soit "la plage de cinétosomes" qui recouvre la paroi droite convexe et évasée qui précède cette dernière. Chez les Paramécies, il est d'usage d'appeler "cinéties vestibulaires" les cinéties qui sont logées dans un vestibule placé à l'avant de la cavité buccale. On sait que pendant la morphogenèse de certains Hyménostomes Péniculiens, leur allongement est assuré par la multiplication de leurs cinétosomes" (Roque 1961 a), ce qui leur confère une certaine autonomie (Frontonia, Disematostoma, Paramecium), tandis que chez d'autres (Urocentrum turbo), leur formation est tributaire d'une cinétie stomatogène spécialisée (la parorale). Ces différences dans leur origine au moment de la bipartition ont fait entrevoir une évolution du système ciliaire buccal. Certaines de ces cinéties étaient considérées comme faisant partie de la ciliature somatique, d'autres comme faisant partie de la ciliature buccale autonome. L'étude de leur ultrastructure a montré que leur organisation est très diversifiée. Cette organisation est soit identique à celle des cinéties somatiques voisines chez Frontonia (Kennedy 1965) ou chez Disematostoma (Pl. XXIII, fig. 1), soit particulière (présence de cinétosomes non cilifères enfoncés dans le cytoplasme : Pitelka 1968 et Pl. XIX, fig. 3, chez Paramecium, soit formée par une distribution "anarchique de cinétosomes" (Urocentrum turbo, Pl. XXIX, fig. 1 et Pl. XXX). Cependant, hormis les genres où elles n'existent pas (Turaniella vitrea), ceux sur lesquels nous mansuons encore de renseignements et ceux (Paramecium) où les rapports entre ces cinéties et les némadesmes ne sont pas formellement établis (de même qu'avec la parorale), il apparaît que ces "cinéties" contribuent à l'édification des némadesmes de l'armature buccale ou des réseaux microfibrillaires qui remplacent efficacement ces derniers.

Sans occuper la position de cinéties qui s'invaginent pour tapisser un vestibule, elles participent dans bien des cas à l'élaboration de l'armature buccale malgré leur mode de reproduction. Nous avons conservé ici les termes de "cinéties vestibulaires" et de "champ vestibulaire" employés par Roque pour désigner ces cinéties ou des groupements de cinétosomes qui, pour la plupart, sont mis à contribution pour élaborer une partie des séries de némadesmes ou des réseaux microfibrillaires qui délimitent l'aire d'ingestion ou renforcent les parois de la cavité buccale. Cette appellation peut ainsi justifier leur intégration dans le complexe ultrastructural buccal, puisque ces formations participent activement à l'agencement de structures hautement organisées qui constituent des systèmes particuliers indissociables de l'organisation de la bouche des Hyménostomes Péniculiens.

PLANCHE XXIX.

Fig. 1 - Urocentrum turbo.
(X 18 000).
Coupe transversale intéressant le champ vestibulaire (CHV). On observe le réticulum microfibrillaire à noeuds de condensation (RM) issu des cinétosomes du champ vestibulaire.

Fig. 2 - Urocentrum turbo.
(X 84 000).
Détail du réseau microfibrillaire à noeuds de condensation qui va s'étendre par la suite sous les crêtes argyrophiles. On remarque son origine (flèche) à la base des cinétosomes du champ vestibulaire, latéralement aux cylindres cinétosomiens. Noter la régularité de l'organisation du réseau.

Nous pouvons donc dresser le tableau (Tableau n° 8) qui résume nos connaissances sur l'armature buccale des Péniculiens. On y retrouve alors les différents groupes que nous avons déjà distingués à propos de l'étude du cortex. Ainsi, si l'architecture et la constitution de l'armature buccale ne peuvent pas servir à caractériser les Péniculiens, elles permettent de reconnaître plusieurs groupes à l'intérieur de cet ensemble.

4. Remarques sur "les cinéties vestibulaires".

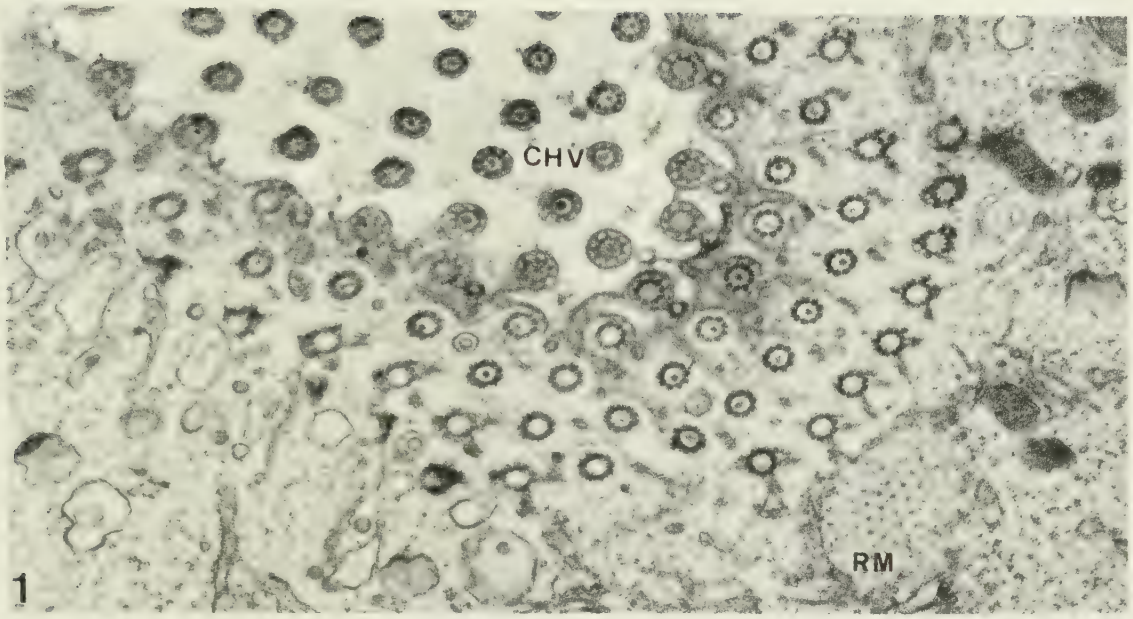
Au cours de nos observations sur les armatures buccales des Hyménostomes Péniculiens, nous avons employé très souvent les termes de "cinéties vestibulaires" ou de "champ vestibulaire" dans les paragraphes concernant les Frontonia, les Disematostoma et Urocentrum turbo. Ces termes ont été utilisés par Roque (1961 a) pour désigner soit des structures ciliaires situées à la gauche de la parorale soit "la plage de cinétosomes" qui recouvre la paroi droite convexe et évasée qui précède cette dernière. Chez les Paramécies, il est d'usage d'appeler "cinéties vestibulaires" les cinéties qui sont logées dans un vestibule placé à l'avant de la cavité buccale. On sait que pendant la morphogenèse de certains Hyménostomes Péniculiens, leur allongement est assuré par la multiplication de leurs cinétosomes" (Roque 1961 a), ce qui leur confère une certaine autonomie (Frontonia, Disematostoma, Paramecium), tandis que chez d'autres (Urocentrum turbo), leur formation est tributaire d'une cinétie stomatogène spécialisée (la parorale). Ces différences dans leur origine au moment de la bipartition ont fait entrevoir une évolution du système ciliaire buccal. Certaines de ces cinéties étaient considérées comme faisant partie de la ciliature somatique, d'autres comme faisant partie de la ciliature buccale autonome. L'étude de leur ultrastructure a montré que leur organisation est très diversifiée. Cette organisation est soit identique à celle des cinéties somatiques voisines chez Frontonia (Kennedy 1965) ou chez Disematostoma (Pl. XXIII, fig. 1), soit particulière (présence de cinétosomes non cilifères enfoncés dans le cytoplasme : Pitelka 1968 et Pl. XIX, fig. 3, chez Paramecium, soit formée par une distribution "anarchique de cinétosomes" (Urocentrum turbo, Pl. XXIX, fig. 1 et Pl. XXX). Cependant, hormis les genres où elles n'existent pas (Turaniella vitrea), ceux sur lesquels nous mansuons encore de renseignements et ceux (Paramecium) où les rapports entre ces cinéties et les némadesmes ne sont pas formellement établis (de même qu'avec la parorale), il apparaît que ces "cinéties" contribuent à l'édification des némadesmes de l'armature buccale ou des réseaux microfibrillaires qui remplacent efficacement ces derniers.

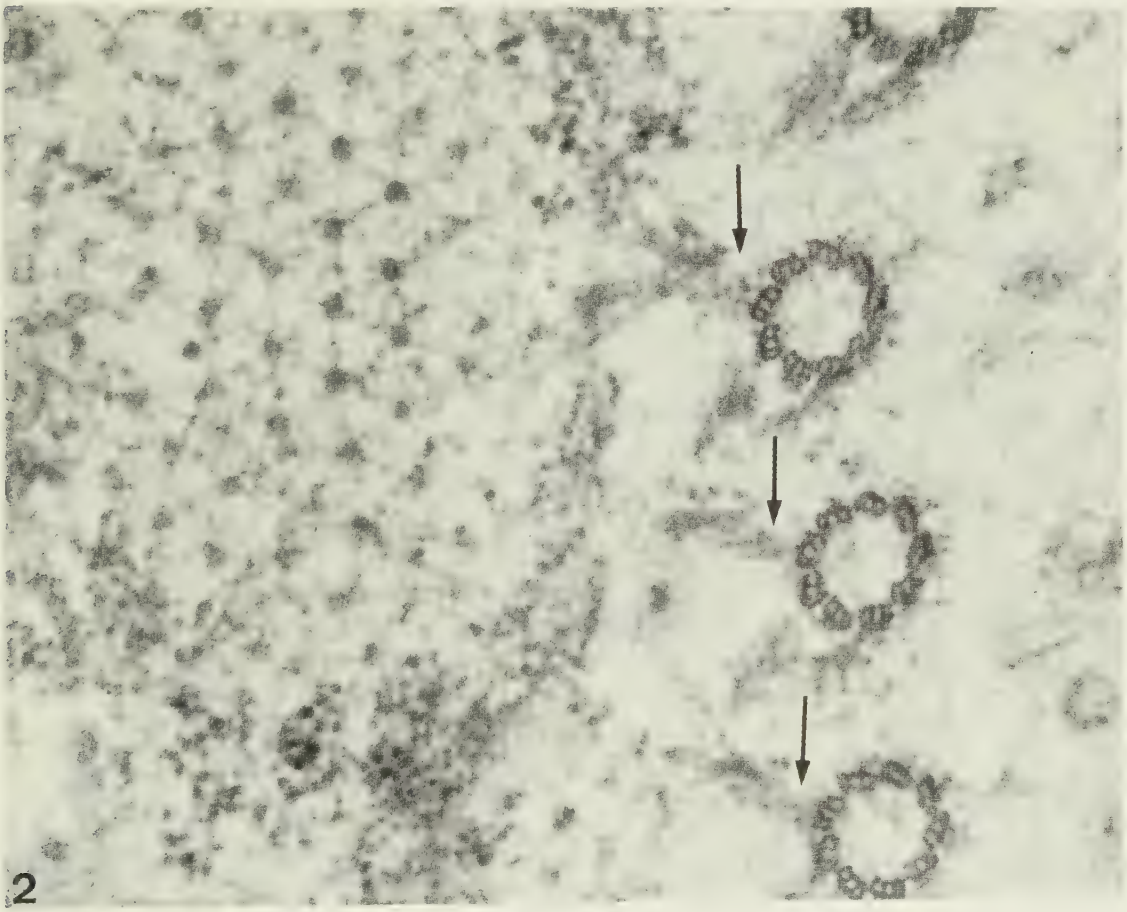
Sans occuper la position de cinéties qui s'invaginent pour tapisser un vestibule, elles participent dans bien des cas à l'élaboration de l'armature buccale malgré leur mode de reproduction. Nous avons conservé ici les termes de "cinéties vestibulaires" et de "champ vestibulaire" employés par Roque pour désigner ces cinéties ou des groupements de cinétosomes qui, pour la plupart, sont mis à contribution pour élaborer une partie des séries de némadesmes ou des réseaux microfibrillaires qui délimitent l'aire d'ingestion ou renforcent les parois de la cavité buccale. Cette appellation peut ainsi justifier leur intégration dans le complexe ultrastructural buccal, puisque ces formations participent activement à l'agencement de structures hautement organisées qui constituent des systèmes particuliers indissociables de l'organisation de la bouche des Hyménostomes Péniculiens.

PLANCHE XXIX.

Fig. 1 - Urocentrum turbo.
(X 18 000).
Coupe transversale intéressant le champ vestibulaire (CHV). On observe le réticulum microfibrillaire à noeuds de condensation (RM) issu des cinétosomes du champ vestibulaire.

Fig. 2 - Urocentrum turbo.
(X 84 000).
Détail du réseau microfibrillaire à noeuds de condensation qui va s'étendre par la suite sous les crêtes argyrophiles. On remarque son origine (flèche) à la base des cinétosomes du champ vestibulaire, latéralement aux cylindres cinétosomiens. Noter la régularité de l'organisation du réseau.


CHV
RM
1


2

D - ZONE D'INGESTION.

Parmi les Hyménostomes Péniculiens étudiés, certains comme les Paramécies et Urocentrum, possèdent une vacuole digestive faisant suite à un cytopharynx (Roque 1961 a; Jurand 1961; Schneider 1964 a et b; Jurand et Selman 1969). D'autres, en particulier les Frontonia et les Disematostoma ont une cavité buccale dont le fond est limité par un plancher sur lequel on ne distingue qu'une "fosse buccale" (Roque 1961 a). Cette "fosse" qui fait suite à la zone des crêtes est une surface plate (Roque 1961 a).

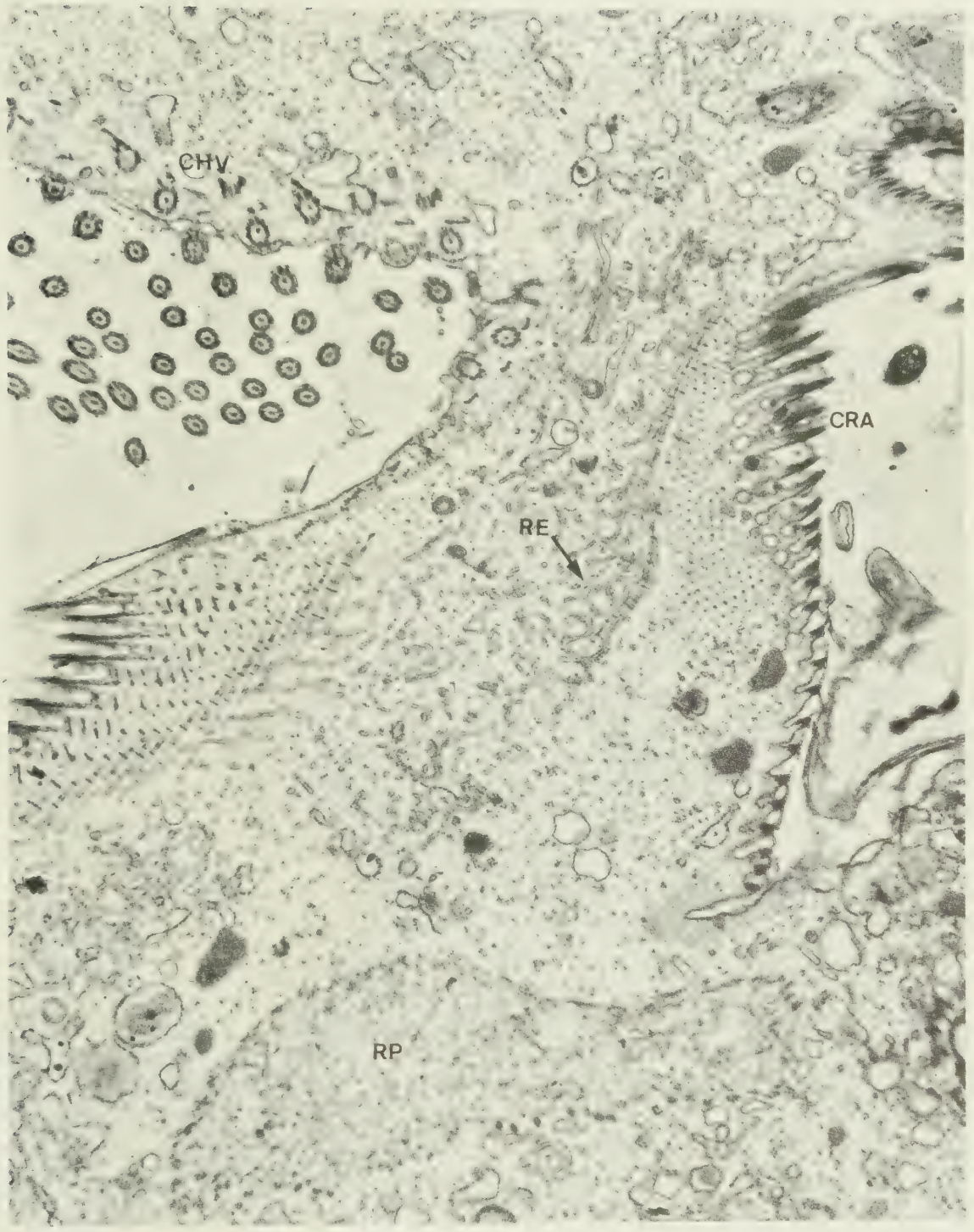
En étudiant la paroi droite de la cavité buccale des Frontonia et des Disematostoma, nous avons pu repérer la zone qui correspond à cette "fosse". Des sections perpendiculaires à l'axe antéro-postérieur de la bouche nous montrent (Pl. XXVI, fig. 1 et 2) un territoire étroit succédant à la zone des crêtes. La membrane unitaire interne, présente jusque là, disparaît ainsi que les alvéoles qu'elle délimitait sous les crêtes et entre les cinéties des peniculus. Ce territoire est dentelé, recouvert seulement par la membrane unitaire externe (Pl. XXVI, fig. 1 et 2). Chaque dent est renforcée par deux réseaux de tubules semblables à ceux que nous avons rencontrés dans les crêtes. Tout le cytoplasme sous-jacent est occupé par une multitude de vésicules (Pl. XXVI, fig. 1 et 2) et il est circonscrit par les différentes séries de némadesmes (Pl. XXII, fig. 1; Pl. XXVI, fig. 1 et 2). On peut reconnaître deux types de vésicules. Les unes, en majorité, sont arrondies, de taille variable (1000 à 5000 Å) (Pl. XXVI, fig. 1 et 2), pouvant devenir très volumineuses (Figure n° 10); les autres sont plus allongées, lenticulaires, souvent arquées de 2000 A de long et de 500 Å d'épaisseur (Pl. XXVI, fig. 2). Ces vésicules se rencontrent entre les rideaux de tubules, sous les "dents", et entre les vésicules arrondies. Elles peuvent se refermer sur elles-mêmes et constituer des vésicules spécifiques englobant généralement une zone de cytoplasme et quelques corpuscules (Pl. XXVII, fig. 1 et 2). Entre les "dents", la membrane unitaire peut s'invaginer et former de profondes cavités (Pl. XXVI, fig. 1). On remarque aussi sur des sections tangentielles obliques de cette région (Pl. XXVII, fig. 2), la présence éventuelle de larges ouvertures sensiblement circulaires dont les parois sont soutenues par des rideaux de tubules constitués par des unités tubulaires, dont le nombre correspond à celui des microtubules qui forment les rideaux de la zone des crêtes.

Chez les Frontonia et les Disematostoma, les proies sont ingérées au niveau de la "fosse buccale" dans la région constituée par le cytoplasme vésiculeux, selon des procédés classiques de phagocytose (Roque 1961 a). Cependant l'observation des ouvertures bordées de rideaux suggérant ici "des cytopharynx temporaires" ressemblant au cytopharynx de Dileptus cygnus (Grain et Golinska 1969) et des invaginations de la membrane dans la zone dentelée précédant un cytoplasme sous-jacent riche en vésicules de tailles croissantes et variées, laisse supposer qu'aux phénomènes de phagocytose classique s'ajoutent ceux d'une pinocytose active. Les vésicules lenticulaires très aplaties, arquées et limitées par une membrane unitaire sont comparables à celles qui ont été décrites dans le cytoplasme stomo-pharyngien d'Ophryoglena bacterocaryon (Roque, de Puytorac et Savoie 1965) et d'Ophryoglena mucifera (Méténier 1971). On peut supposer que l'ingestion des grosses particules se fait par des "cytopharynx temporaires" et que des particules plus petites sont ingérées par phagocytose associée à des phénomènes de pinocytose. Récemment, Méténier (1971) a montré chez Ophryoglena mucifera que, dans le cytoplasme stomo-pharyngien, le thorotrast (ThO_2 colloïdal) s'accumule non seulement dans des vacuoles digestives, qui dans les cas qui nous intéressent pourraient être les vésicules sphériques de grandes

PLANCHE XXX.

Urocentrum turbo.
(X 15 000).

Coupe tangentielle oblique intéressant le champ vestibulaire (CHV) et la zone des crêtes (CRA) qui tapissent "le plancher". On observe au centre la zone cytoplasmique, très riche en réticulum endoplasmique (RE), sous-jacente au réseau tridimensionnel qui succède aux crêtes (CRA). On aperçoit aussi le réseau profond (RP) qui sépare la zone cytoplasmique de l'endoplasme profond et sert d'armature au plancher de la cavité buccale. Il est possible d'observer ces trois niveaux à la fois, grâce à l'incidence de la coupe d'une part, et au relief de cette région très convexe d'autre part.


CHV
CRA
RE
RP

tailles, mais aussi dans des saccules aplatis et entassés, qui donnent sur coupe l'impression de vésicules à double membrane correspondant par leur forme aux vésicules lenticulaires. Cette accumulation de thorotrast révèle une activité de pinocytose complémentaire.

En résumé, chez les Frontonia et les Disematostoma, l'ingestion des proies se fait dans un territoire réduit succédant aux crêtes argyrophiles auxquelles il est étroitement accolé. Ce territoire s'identifie grâce à l'unique membrane unitaire qui le recouvre et dessine des "dents" renforcées par des rideaux de microtubules semblables à ceux des crêtes. La membrane externe de cette "zone d'ingestion" peut, soit s'invaginer profondément, soit se creuser par endroit, ceci temporairement pour former des structures analogues à des cytopharynx aux parois renforcées par des microtubules ayant le même agencement et probablement la même origine que ceux des crêtes. Par ces ouvertures pénètreraient les grosses proies, les plus petites seraient ingérées grâce à des phénomènes de pinocytose liés à la présence de saccules aplatis. Dans ce territoire très localisé, plusieurs processus associés permettent aux Frontonia et aux Disematostoma d'ingérer leur nourriture.

Il est intéressant de s'attacher à la présence d'une unique membrane externe et de vésicules ou saccules aplatis disséminés dans le cytoplasme stomo-pharyngien et d'essayer de les retrouver chez d'autres Péniculiens. Les travaux de Schneider (1964 a et b), de Pitelka (1968) et de Jurand et Selman (1969) ont montré que chez les Paramécies (où il existe une vacuole digestive faisant suite à un cytopharynx), les crêtes ou "ribbed wall" sont prolongées par une portion de cytoplasme dénommée les "naked ribbed wall" où la membrane interne et les alvéoles ont disparu. C'est dans cette zone où sous la membrane externe subsistent les rideaux de tubules, qu'on rencontre les "disc-shapped bodies" identiques dans leur structure aux vésicules ou saccules aplatis du cytoplasme stomo-pharyngien des Frontonia, des Disematostoma et d'Ophryoglena bacterocaryon (de Puytorac, Roque et Savoie 1965) et d'Ophryoglena mucifera (Méténier 1971). Les "naked ribbed wall" pourraient être, à côté de la vacuole digestive où s'accumulent les grosses particules, une zone particulière d'ingestion, site probable de pinocytose.

Une zone semblable a été observée chez Turaniella vitrea (Didier, Iftode et Versavel 1970). Un territoire de constitution identique à celle des "naked ribbed wall" prolonge les crêtes et coiffe un cytoplasme presque exclusivement occupé par des saccules empilés, limités par une membrane unitaire qui présente tous les stades d'évolution allant du saccule plat et droit au saccule sphérique englobant un peu de cytoplasme (Pl. XXX). Chez Faurella thermalis, les "naked ribbed wall" sont plus discrets et les rideaux de tubules moins réguliers que chez les Paramécies (Pl. XXXII, fig. 1), de même que les saccules qui sont moins bien individualisés et moins nombreux (Didier inédit). Dans la région médio-postérieure du plancher buccal de Lembadion lucens, de Puytorac (1967) a mis en évidence, sous la couche alvéolaire modifiée, des empilements réguliers de saccules comparables à ceux que nous venons de citer. Enfin, chez Urocentrum turbo qui est doté d'une vacuole digestive, à proximité des crêtes qui précèdent l'étroit goulot qui débouche dans la vacuole, le plafond vestibulaire s'est révélé être une zone spéciale où se localiserait une pinocytose active (Didier et de Puytorac 1968), nous n'y avons cependant pas observé de structures analogues aux "disc-shapped bodies".

Parmi les Péniculiens que nous avons étudiés, une distinction peut être faite entre ceux qui possèdent une bouche présentant successivement un vestibule plus ou moins développé, une cavité buccale, un cytostome, et un cytopharynx suivi d'une vacuole digestive et d'autres où la cavité buccale est obturée par un plancher avec des ouvertures suggérant

de véritables cytostomes ou cytopharynx. Par contre, tous possèdent un territoire particulier ("fosse buccale" - naked ribbed wall) du cytoplasme très riche en saccules dont la présence serait liée à une pinocytose active bien localisée dans une région privilégiée comparable aussi à ce qui a été signalé chez Operculariella parasitica (Baudoin et de Puytorac 1968) et Ophryoglena mucifera (Méténier 1971). Si des recherches enzymatiques ont été entreprises chez d'autres Ciliés sur "le phagoplasme" (Fauré-Frémiet 1962) ou sur les vacuoles digestives (Carasso, Favard et Goldfisher 1964; Favard et Carasso 1964; Elliot et Clemmons 1966; Estève 1970), il serait intéressant d'étudier, en relation avec les différents régimes alimentaires, les activités enzymatiques susceptibles d'être localisées dans ces zones privilégiées des Hyménostomes Péniculiens.

NEMADESMES	présents de chaque côté de l'aire d'ingestion - plusieurs séries en relation permanente avec les cinétosomes de la ciliature buccale	4 séries	g. Disematostoma
		4 séries + 1 supplémentaire	g. Frontonia
	- localisés sur le côté droit de la cavité buccale - origine non déterminée	fibres postoesophagiennes	g. Paramecium - Faurella Neobursaridium (?)
		renforcent le plancher buccal - assemblage et composition plus réguliers que précédemment	g. Lembadion
PAS DE NEMADESMES	- remplacés par une armature formée par du réticulum microfibrillaire	2 couches de réticulum microfibrillaire - 1 avec et 1 sans noeuds de condensation renforcent le plancher de la cavité buccale	g. Urocentrum
		"colonnes de soutien" de réticulum microfibrillaire à noeuds de condensation traversant une strate microfibrillaire très lâche	g. Turaniella

Tableau n° 8 - Récapitulation de la distribution des némadesmes et des structures de remplacement chez les Hyménostomes Péniculiens.

DISCUSSION GENERALE. CONCLUSIONS.

L'étude comparée des ultrastructures corticales et buccales d'une série de Ciliés Hyménostomes Péniculiens nous a permis d'observer successivement :

A - LE CORTEX.

Le cortex des Ciliés étudiés appartient, en ce qui concerne les membranes unitaires et l'épiplasme qui sont les premières structures rencontrées, au troisième type d'organisation corticale défini chez les Ciliata par Fauré-Frémiet et André (1968). Les Ciliés Hyménostomes Péniculiens, que nous avons présentés, ne possèdent pas de structure corticale qui leur soit propre et il n'est pas possible de les séparer en différents groupes en utilisant uniquement le critère "membrane corticale". Il en est de même pour l'épiplasme qui existe aussi chez beaucoup d'autres espèces en-dehors de celles que nous avons étudiées.

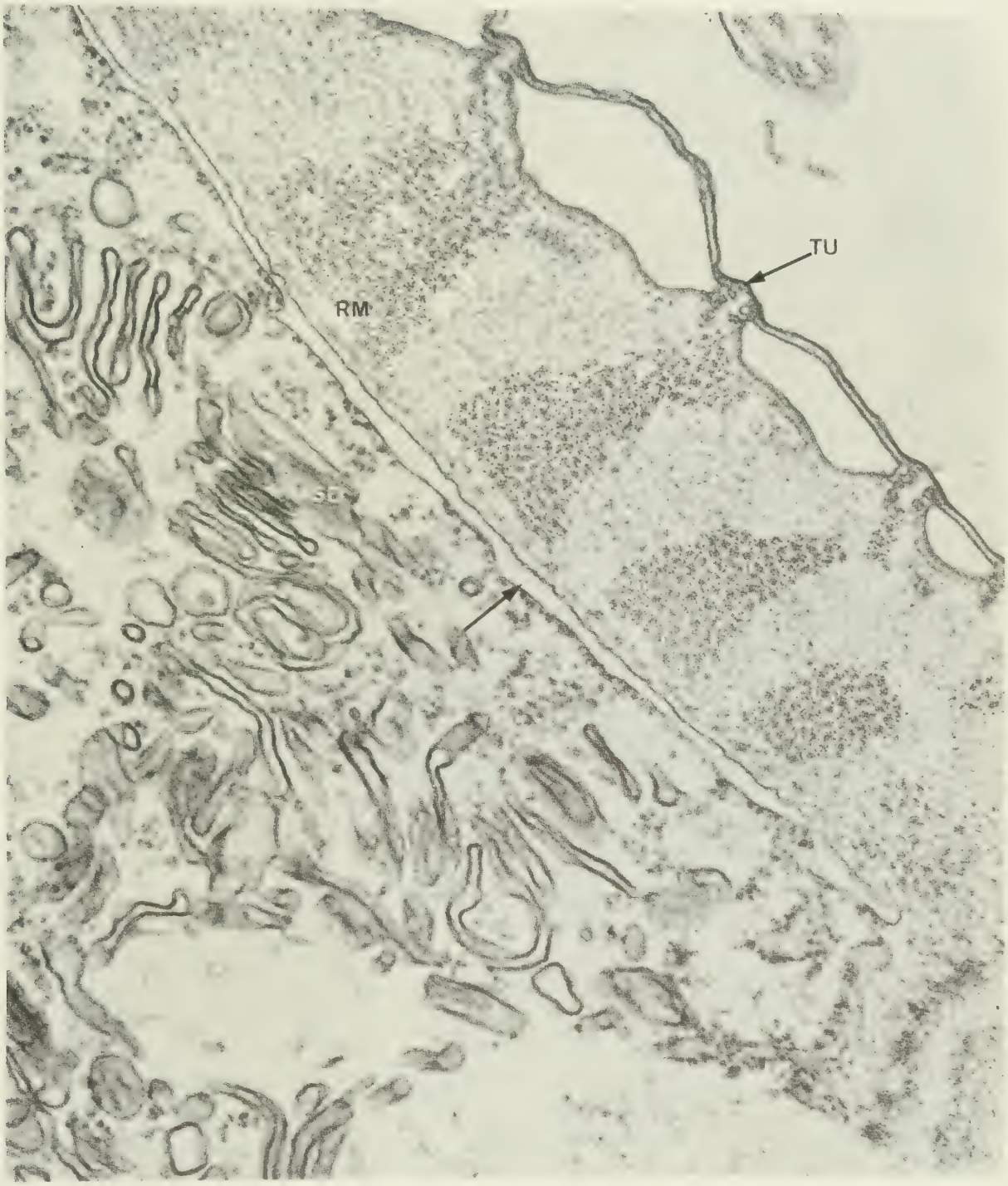
Nous avons remarqué que la membrane externe et la membrane interne du cortex formaient des crêtes ectoplasmiques bien développées. Pourtant, si en premier lieu ces crêtes ne présentent que des différences de tailles, une observation plus poussée nous a permis de déceler la présence de deux ou de plusieurs microtubules à leur sommet, chez certaines espèces. En nous appuyant sur la présence ou l'absence de ces microtubules nous avons pu commencer à séparer les Hyménostomes Péniculiens en deux grands ensembles distincts. Nous avons groupé dans le premier ensemble les genres suivants : Frontonia, Disematostoma, Neobursaridium, Paramecium et Faurella, tandis que le second ensemble est constitué par les genres Lembadion et Urocentrum. Il faut ajouter aussi que cette division se trouve étayée par le dessin de l'argyrome qui, chez les genres du premier ensemble, est surtout représenté par des mailles hexagonales plus ou moins régulières, tandis que dans le second ensemble, l'argyrome a pour unité une maille carrée de taille variable. Ainsi en superposant les deux critères : "dessin de l'argyrome" et "présence de crêtes renforcées par des microtubules", nous pouvons distinguer deux ensembles parmi les Hyménostomes Péniculiens.

Il nous faut discuter du cas de Turaniella vitrea qui ne figure pas jusqu'à présent dans les deux ensembles dont nous venons d'ébaucher les caractéristiques. Comme pour les espèces précédentes, le cortex de Turaniella vitrea appartient au troisième type d'organisation corticale. En ce qui concerne les crêtes ectoplasmiques et le dessin de l'argyrome, cette espèce présente quelques détails originaux. En effet, il semble bien que l'argyrome fasse ici défaut et que les crêtes ectoplasmiques ne soient pas développées. Cependant, nous avons vu que la membrane unitaire, sus-jacente à l'épiplasme très important, était très légèrement bombée et reposait sur un alignement de microtubules. Ces constatations nous ont fait assimiler l'ensemble de cette organisation à une crête très peu marquée

PLANCHE XXXI.

Turaniella vitrea.
(X 54 000).

Coupe transversale dans la zone des crêtes. On distingue la membrane unitaire externe, la membrane unitaire interne qui délimite des alvéoles séparés par des ponts cytoplasmiques. Dans ces derniers, on remarquera les deux rideaux inégaux (4 + 2) de microtubules (TU) sous-jacents à la seule membrane unitaire externe. Faisant suite aux crêtes et aux alvéoles, les "colonnes de soutien" triangulaires, avec leur structure particulière dirigent leur sommet entre les rideaux de tubules. Elles sont noyées dans un amas de microfibrilles très fines mais très denses, qui sont séparées du cytoplasme profond par un long et mince saccule (flèche) bordé uniquement sur sa face interne par des ribosomes. Le cytoplasme sous-jacent est presque exclusivement occupé par des saccules (SD) empilés aux formes très variées, aux contours très sinueux, qui sont plus volumineux mais semblables aux "disc-shapped bodies" des Paramécies, quant à leur organisation structurale.


TU
RM
SD

Ainsi, le cortex de Turaniella vitrea renferme le critère "crêtes ectoplasmiques renforcées de microtubules"; mais par contre, il ne présente pas celui de l'argyrome. Ces constatations sont pour l'instant insuffisantes pour placer ce Cilié dans un des deux ensembles que nous avons commencés à définir. D'autres données devront être ajoutées au schéma que nous proposons afin de savoir si Turaniella vitrea peut être incorporé dans la répartition que nous proposons, s'il doit avoir une place particulière ou s'il doit être rattaché à un sous-ordre différent.

L'étude des cinétosomes et de leurs dérivés nous a montré que les Ciliés qui appartiennent au premier ensemble ont des cinéties somatiques constituées, en majorité par une succession de paires de cinétosomes. Ceux du second ensemble ont des cinéties somatiques exclusivement constituées par des cinétosomes isolés. Les paires de cinétosomes rencontrées chez les genres Frontonia, Disematostoma et Faurella ont les mêmes caractéristiques en ce qui concerne leurs dérivés ectoplasmiques. Leur organisation liée à une association de cinétosomes, qui se retrouve dans d'autres groupes, est d'un type très simple en comparaison de ce que nous connaissons chez ces derniers. Cette simplicité dans l'organisation des dérivés ectoplasmiques peut être retenue comme une caractéristique des Hyménostomes Péniculiens du premier ensemble. A l'opposé, les Ciliés du second ensemble, qui englobe les genres Lembadion et Urocentrum, ne possèdent que des cinétosomes isolés dotés de dérivés ectoplasmiques qui sont conformes, malgré leur position propre à ces genres, à la définition connue et acceptée du cinétosome et de ses dérivés, ce qui les sépare des autres Péniculiens.

La division amorcée avec les critères des crêtes ectoplasmiques et de l'argyrome est justifiée par celui de l'organisation des cinétosomes.

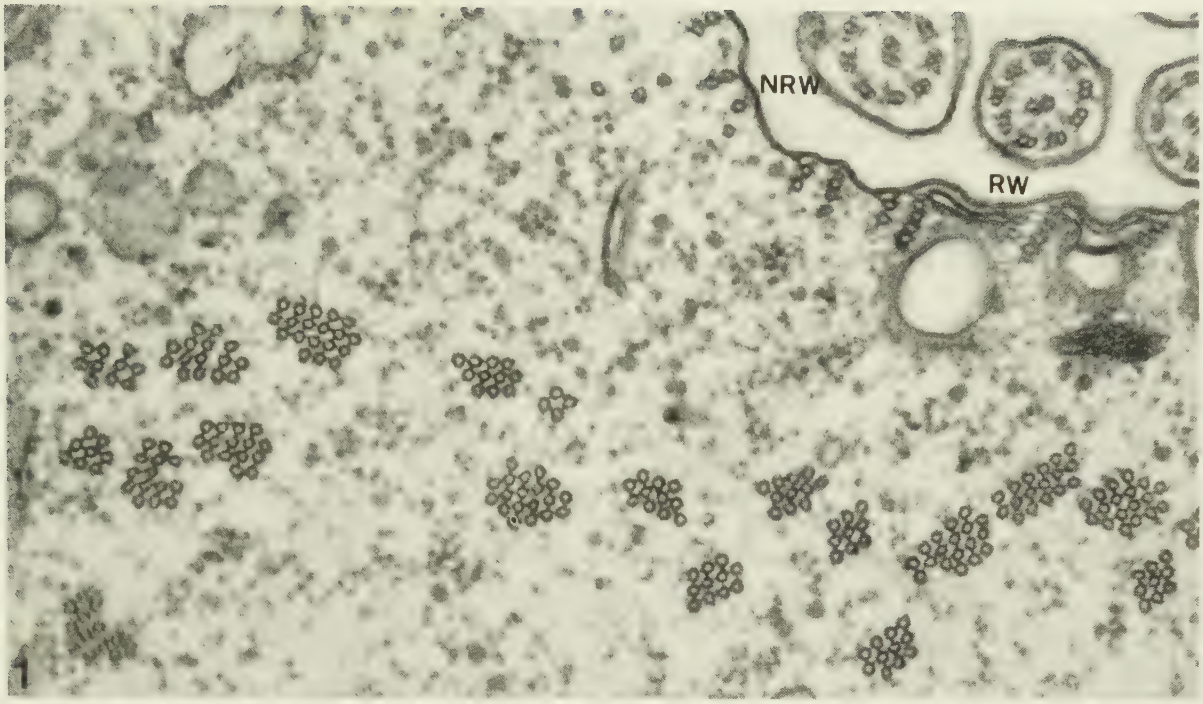
Comme nous l'avons montré, Turaniella vitrea se situe en-dehors de ce "type cortical". Les cinétosomes somatiques isolés ont ici des dérivés ectoplasmiques qui permettent à priori de rapprocher ce Cilié des Hyménostomes Tétrahyméniens.
Cette constatation ajoutée à la présence d'un épiplasme très développé et à celles des microtubules incite à le faire. Cependant, si nous comparons cet ensemble de caractères corticaux à ceux d'un Tetrahymena (Allen 1967) ou d'un Glaucoma (Peck 1971), il manque une structure caractéristique présente sur la gauche des cinétosomes des cinéties de ces deux derniers genres. Cette structure bien visible chez Tetrahymena pyriformis ou chez Glaucoma scintillans ou Glaucoma chattoni (Allen 1967; Peck 1971) consiste en un ou plusieurs tubules très allongés qui longent la base des cinétosomes d'une cinétie sur leur côté gauche. De telles fibres tubulaires ne sont pas observées chez Turaniella vitrea. Nous pensons donc que pour l'instant, Turaniella vitrea est semblable, quant à son cortex, aux Tétrahyméniens et aux Péniculiens appartenant au second ensemble, mais qu'il s'éloigne à la fois des uns et des autres d'une part, parce que l'organisation des cinétosomes isolés de ses cinéties somatiques présente des particularités qui n'existent pas chez les Péniculiens qui sont les plus proches de lui; et d'autre part, parce que cette organisation qui sur bien des détails semble être typiquement tétrahyménienne, n'est pas réalisée dans son intégralité. Il apparaît que Turaniella vitrea a tenté de réaliser superficiellement une organisation corticale tétrahyménienne qui n'a pas abouti complètement. Ces remarques malgré des points communs certains avec les Péniculiens du second ensemble, placent Turaniella vitrea à la croisée des chemins entre ces derniers et les Hyménostomes Tétrahyméniens, tout au moins en ce qui concerne l'organisation de son cortex. Cette hypothèse se trouve étayée par la disposition des sacs parasomaux. Ceux-ci accentuent la distinction faite entre les deux ensembles puisque dans le premier, ils sont le plus souvent visibles à la droite des paires de cinétosomes et forment ainsi avec ces derniers des triangles. Dans le second,

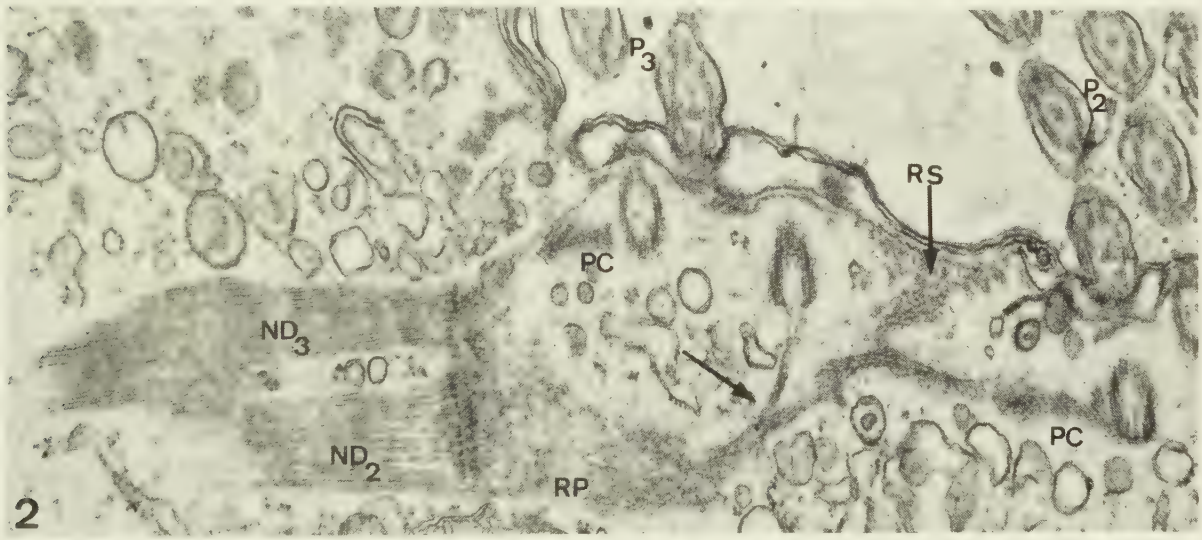
PLANCHE XXXII.

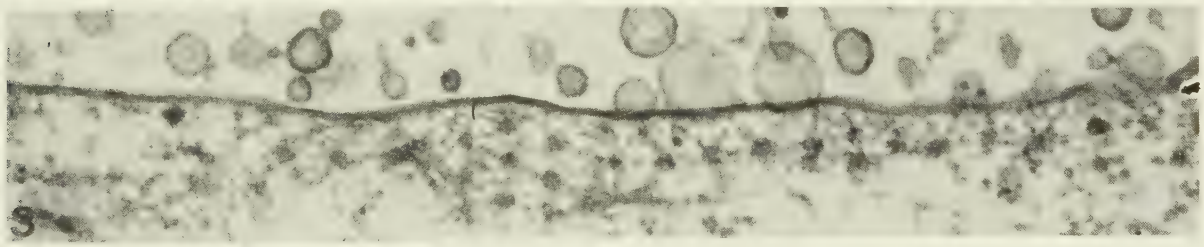
Fig. 1 - Faurella thermalis.
(X 48 000).
Coupe perpendiculaire dans la région des crêtes (ribbed wall). A côté des "ribbed wall" (RW) qui possèdent des alvéoles séparés par des ponts cytoplasmiques renforcés par deux rideaux inégaux de microtubules, le territoire se prolonge par des "naked ribbed wall" (NRW) où seuls subsistent la membrane unitaire externe et les rideaux de microtubules dont la composition est irrégulière. Dans le cytoplasme sous-jacent, on aperçoit les amas de némadesmes sectionnés transversalement. Noter les différences de tailles des plages de microtubules, en relation avec le faible nombre de ces derniers (4 à 20).

Fig. 2 - Frontonia depressa (= parvula).
(X 30 000).
Coupe perpendiculaire dans la région des peniculus. Entre les second et troisième peniculus (P2, P3), on observe le réseau superficiel (RS) sous un alvéole du cortex. La cinétie la plus à droite du second peniculus (P2) porte des fibres postciliaires (PC) longées par un manchon de matériau de même nature que le réseau superficiel qui communique avec lui. De plus, ce manchon entre en contact sous les cinétosomes du troisième peniculus (P3) avec le réseau profond (flèche) au bout duquel s'élaborent les némadesmes.

Fig. 3 - Disematostoma invallatum.
(X 18 000).
Coupe perpendiculaire dans le plancher de la cavité buccale renforcé par une mince strate de réseau microfibrillaire à noeuds de condensation issu des cinétosomes de la parorale.


NRW
RW
1


P3
P2
RS
PC
ND3
ND2
RP
PC
2


3

par contre, on les observe toujours en avant du cinétosome, et séparé de celui-ci, sauf chez Turaniella vitrea où son étroit accolement à la membrane externe du cil pourrait être un argument en faveur d'un rapprochement avec les Tetrahymena. La séparation à l'intérieur des Hyménostomes Péniculiens est aussi renforcée par la présence ou l'absence de trichocystes de type paramécien visibles seulement dans le premier ensemble. Dans le second, seul Urocentrum turbo a des mucocystes et Turaniella vitrea ne possède ni les uns ni les autres. Ajoutons enfin que seuls les Péniculiens du premier ensemble montrent dans leur cortex des systèmes microfibrillaires constituant des "treillis" qui entourent à différents niveaux les cylindres cinétosomiens.

La plupart des structures corticales observées se rencontrent aussi chez d'autres Ciliés, c'est pourquoi nous avons pensé que l'argument du cortex n'est pas assez fort pour définir à lui seul "un type péniculien". Il faut donc rechercher parmi les renseignements que nous possédons maintenant, d'autres caractères plus exclusifs. Malgré cela, l'étude comparée des ultrastructures corticales n'est pas dénuée d'intérêt puisqu'elle nous permet de regrouper parmi les Hyménostomes Péniculiens certaines espèces entre elles et de les différencier en plusieurs groupes qui pourront former les différentes familles de ce sous-ordre.

B - LE PENICULUS.

Chez les espèces que nous avons comparées, nous avons constaté que le peniculus est un ensemble de cinéties alignées côte à côte, sensiblement parallèles à l'axe général de la bouche pouvant s'orienter d'avant en arrière. Les caractéristiques que nous avons dégagées de l'étude de ses ultrastructures se résument ainsi :

- Un peniculus est constitué par un nombre variable de cinéties généralement de trois à huit.
- Seuls les cinétosomes de la cinétie droite possèdent des fibres postciliaires, seuls dérivés ectoplasmiques reconnaissables dans un peniculus.
- Cette cinétie droite est utilisée pour distinguer deux peniculus voisins d'autant plus que très souvent elle est accompagnée par une série de sacs parasomaux.
- Le peniculus est associé à un "complexe" de réseaux microfibrillaires : réseau superficiel, réseau moyen, réseau profond, tous d'origine cinétosomienne.
- Chaque réseau a des caractéristiques qui lui sont propres :

. Le réseau superficiel localisé dans la partie distale des cinétosomes entre en relation avec le réseau superficiel du peniculus voisin.

. Le réseau moyen localisé dans la partie proximale des cinétosomes assure exclusivement les liaisons intercinétosomiennes à l'intérieur d'un seul peniculus.

- Le réseau profond constitue, sous les cinétosomes, un ensemble microfibrillaire plus ou moins éloigné de leur base. Il relie en profondeur les cinétosomes des peniculus voisins.

Il est donc possible de bien caractériser le peniculus et de retenir les particularités que nous avons énoncées comme des critères importants permettant de définir le 'type Péniculien".

Même Turaniella vitrea dont l'organisation s'opposait aux caractères que nous avons décrits, peut être rattachée aux Péniculiens par son infraciliature buccale où on retrouve des structures ciliaires dont l'agencement correspond à celui du peniculus, malgré un essai de réalisation de type Tetrahymena de la région buccale; en effet, au niveau du champ péniculien, l'absence de membrane interne entraîne la disparition des alvéoles; des sacs parasomaux supplémentaires s'intercalent entre les cinéties des peniculus et le réseau superficiel plus dense entre en contact avec les triplets des cylindres cinétosomiens.

Ces observations que nous avons développées lors de l'étude du peniculus, vont cristalliser autour de l'unité de structure qu'est un peniculus, des genres qui pourront faire partie des Hyménostomes Péniculiens, même si certains d'entre eux ont atteint le stade de l'autonomisation de ce système ciliaire buccal quand d'autres en sont restés à une origine somatique.

C - LA PARORALE.

Si le peniculus est la première structure homogène des Péniculiens malgré quelques particularités propres à certaines espèces, la parorale représente un second point commun parmi ces Ciliés. Son originalité réside dans sa composition. On y distingue deux types de cinétosomes : l'un cilifère et l'autre nu disposés à priori en quinconce sur deux rangées parallèles. Le cinétosome nu, porteur seulement de fibres postciliaires a un axe antéro-postérieur qui est perpendiculaire à l'axe longitudinal de "la cinétie parorale". C'est en comparant cette organisation avec celle des paires de cinétosomes somatiques et en tenant compte des observations de Noirot-Timothée (dans Grain 1969) qu'il est possible de considérer que l'axe des paires de cinétosomes de la parorale est parallèle à l'axe antéro-postérieur du cinétosome nu. Dans une paire, le cinétosome cilifère est le cinétosome antérieur, le cinétosome nu est le cinétosome postérieur. Chaque paire correspond donc à une dyade et "la cinétie parorale" n'est pas une véritable cinétie puisque l'axe antéro-postérieur des dyades est perpendiculaire à sa direction générale. Elle est donc constituée par une succession de tronçons de cinétie dont l'orientation est perpendiculaire au grand axe de la cellule. C'est pour cette raison que nous avons proposé de l'appeler : "la parorale".

Malgré quelques données fragmentaires ou incomplètes chez certains genres, nous pensons que la parorale est une structure commune aux Péniculiens et aussi à d'autres groupes comme par exemple les Tétrahyméniens.

D - L'ARMATURE BUCCALE.

L'étude des armatures buccales nous a montré de grandes différences dans leur structure. Deux grands groupes peuvent être dégagés comprenant respectivement, l'un des genres où cette armature est constituée par des némadesmes et l'autre des genres où des systèmes microfibrillaires, souvent hautement organisés, se substituent aux némadesmes pour renforcer le plancher des cavités buccales. Dans ces deux groupes, des remarques sont à faire. Parmi les Péniculiens qui possèdent des némadesmes, nous avons montré que l'agencement de ces derniers peut s'effectuer de deux façons. Nous avons observé soit la combinaison de systèmes à base de némadesmes : une nasse incomplète à laquelle s'ajoutent plusieurs séries indépendantes de némadesmes qui circonscrivent l'aire d'ingestion, soit des rassemblements de némadesmes de tailles variées sur un seul côté de la

cavité buccale, le côté droit, auquel ils servent d'armature. Chez les autres Péniculiens, nous avons observé la disparition de toute structure pouvant être assimilée à des némadesmes remplacée plus élégamment par des combinaisons très élaborées de systèmes réticulaires microfibrillaires aussi efficaces. Ces différentes réalisations (armature némadesmale composite, réseaux microfibrillaires superposés) aussi originales les unes que les autres rappellent celles des Gymnostomes (Cyrtophorina) ou des Trichostomes, éloignant les Péniculiens des Tétrahyméniens chez qui elles font défaut. Chez ces derniers, il existe bien des réseaux microfibrillaires, mais leur développement et leur complexité ne peuvent pas être comparés à ceux des Péniculiens dépourvus de némadesmes où ces structures de remplacement sont très élaborées, comme chez Turaniella vitrea par exemple.

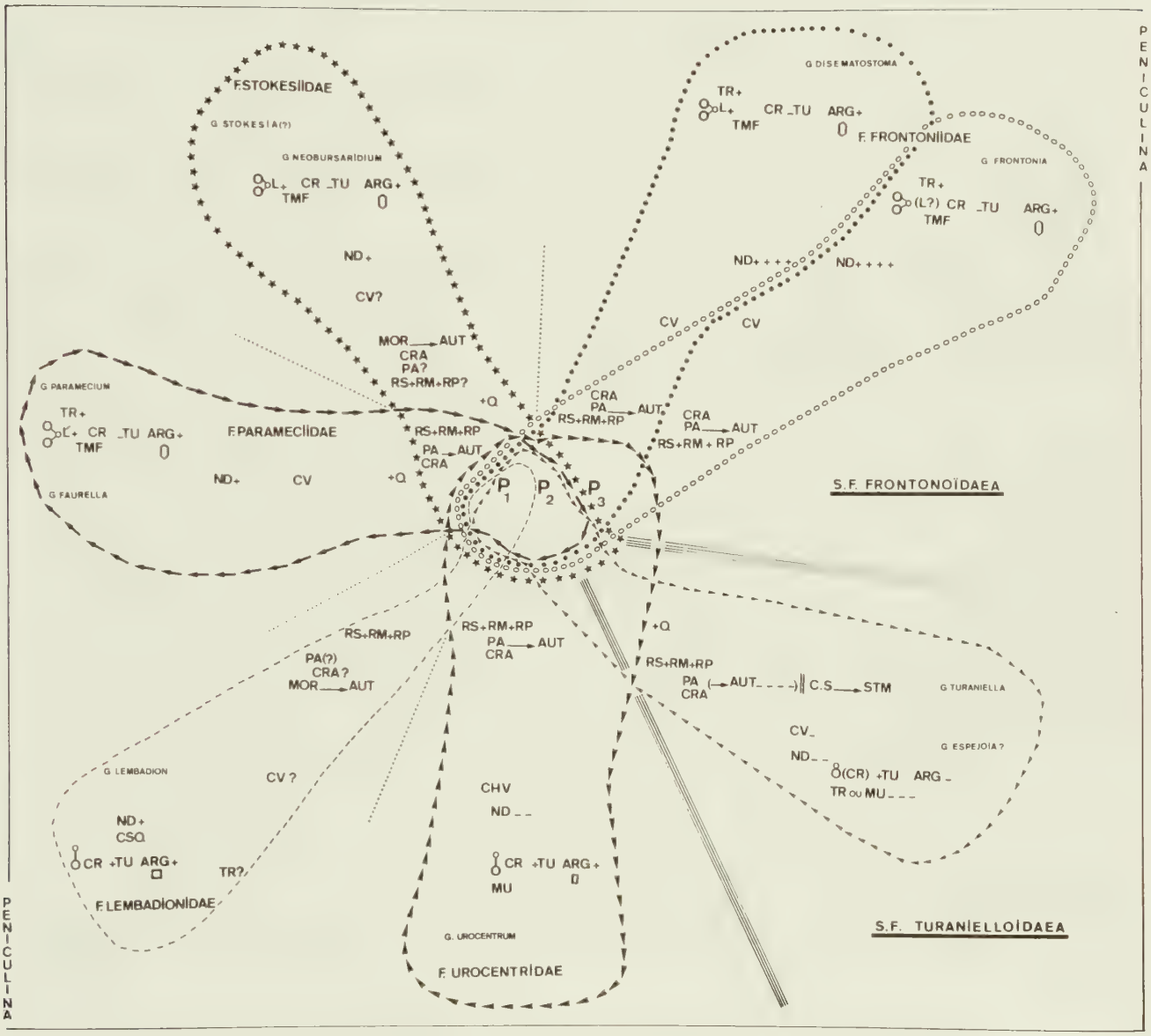
Après avoir résumé nos observations, nous en concluons que les seuls caractères vraiment communs à tous les Péniculiens sont : la parorale et le peniculus. Or, comme nous l'avons fait remarquer "l'organisation de la parorale" n'est pas particulière aux Hyménostomes Péniculiens puisqu'elle se retrouve dans d'autres groupes de Ciliés Holotriches plus évolués. Par contre, le peniculus peut être considéré comme la structure exclusivement péniculienne qui se distingue par les caractères que nous avons définis, d'une autre association ciliaire buccale à laquelle nous l'avons comparé : la membranelle et aussi de la polycinétie si nous nous référons à la description donnée par Bradbury (1965). Ainsi, nous pensons que le peniculus caractérise en priorité les Hyménostomes Péniculiens. La structure de la parorale commune à ces Ciliés et retrouvée chez beaucoup d'autres permet à elle seule le rapprochement des Péniculiens avec d'autres Holotriches. En effet, nous avons vu que son organisation qui pouvait être annoncée par celle de la circum-orale de Brooklynella existe avec les mêmes caractéristiques chez les Tétrahyméniens, les Scuticociliés, les Thigmotriches (Arhynchodines) et les Péritriches. Ainsi, à la différence du peniculus qui sépare les Péniculiens de ces différents groupes, la parorale qui leur est commune, quant au schéma général de son organisation, indique une certaine "parenté". Le rôle de "point commun" joué par la parorale non seulement chez les Péniculiens mais chez les autres groupes et l'apparition dans la cavité buccale à ses côtés de systèmes ciliaires comme le peniculus ou la membranelle nous amènent à penser que cette "parenté" se réaliserait comme l'avait écrit en 1963 Raabe. Le développement pourrait commencer à partir d'une souche commune à "ambihyménium" (U. M. + n. AZM) qui pourrait se trouver dans les Gymnostomes chez des Infusoires bâtis sur le même type que Brooklynella hostilis; puis comme le pensait Raabe, il y aurait eu divergence, soit dans la direction des Hyménostomes Tétrahyméniens pour former le "tetrahyménium", valeur particulière de "l'ambihyménium", soit dans celle des Hyménostomes Péniculiens et dans d'autres directions conduisant aux "Pleuronémiens", aux Thigmotriches et aux Péritriches.

Les autres structures étudiées, en particulier le cortex et les némadesmes des armatures buccales, qui se rencontrent aussi chez d'autres groupes avec plus de variations que la parorale, ont moins de valeur, à notre avis, que celle-ci pour tenter d'expliquer la filiation des Péniculiens et bien moins que le peniculus pour les caractériser. Néanmoins, nous avons fait remarquer, au cours de leur étude, que leur organisation nous permettait de découper les Péniculiens en deux sous-ensembles dont la création était liée, en-dehors des structures communes, aux particularités présentées par leur agencement. Leur rôle principal est donc de séparer les Péniculiens en familles en s'ajoutant aux caractères déjà connus concernant leur morphologie ou leur morphogenèse (Tableau n° 9).

Tableau n° 9 - Distribution des Hyménostomes Péniculiens.

Dans le sous-ordre des Peniculina, les Ciliés sont répartis en deux super-familles : celle des Frontonoïdaea et celle des Turanielloïdaea. Ces divisions sont basées sur l'étude des ultrastructures corticales et buccales qui nous a permis de distinguer deux sous-ensembles. On remarque que le genre Neobursaridium a été incorporé aux Stokesiidae. Des renseignements complémentaires concernant les ultrastructures de sa parorale (?), de ses réseaux et des cinéties vestibulaires doivent être ajoutés à ce tableau pour décider de son maintien à cette place ou plutôt de son rapprochement avec les Parameciidae (Nilsson communication personnelle). Le genre Stokesia nécessite, comme nous l'avons dit une étude complète. La famille des Lembadionidae s'intercale entre les Parameciidae et les Urocentridae; seule l'existence de structures correspondant à un champ ou à des cinéties vestibulaires sont à étudier, la cinétie parorale existe conforme dans son organisation à celles des autres genres (de Puytorac documents inédits). Enfin, dans les Turanielloïdaea nous envisageons l'étude d'Espejoia pour étayer l'existence de cette super-famille et pour bien déterminer ses caractères.

ARG : argyrome
AUT : autonomisation du système ciliaire buccal
CR-TU : crêtes ectoplasmiques sans tubule
CR+TU : crêtes ectoplasmiques avec tubules
CRA : crêtes argyrophiles ou ribbed wall
CSQ : cytosquelette buccal
CS : cinétie somatique
CHV : champ vestibulaire
CV : cinéties vestibulaires
L : liaisons entre les cinétosomes à l'intérieur d'une paire
MOR : morphogenèse
MU : mucocystes
ND : némadesmes
PA : parorale
P1, P2, P3 : peniculus
Q : quadrulus
RS + RM + RP : réseaux superficiel, moyen et profond
STM : stomatogenèse
TR : trichocystes
TMF : "treillis" microfibrillaire.


PENICULINA
F.STOKESIIDAE
G. STOKESIA(?)
G. NEOBURSARIDIUM
TMF
ND+
CV?
MOR → AUT
CRA
PA?
RS+RM+RP?
+Q
G. PARAMECIUM
TR+
CR _TU ARG+
F.PARAMECIIDAE
G. FAURELLA
ND+
CV
RS+RM+RP
PA → AUT
CRA
P1
P2
P3
G. DISEMATOSTOMA
TR+
CR _TU ARG+
F. FRONTONIIDAE
G. FRONTONIA
(L?) CR _TU ARG+
ND+ + + +
CV
CRA
PA → AUT
S.F. FRONTONOÏDAEA
PA(?)
CRA?
MOR → AUT
G. LEMBADION
CV ?
ND+
CSQ
CR +TU ARG+
TR?
F.LEMBADIONIDAE
CHV
ND _ _
CR +TU ARG+
MU
G. UROCENTRUM
F. UROCENTRIDAE
PA (→ AUT _ _ _) C.S → STM
G. TURANIELLA
CV_
G. ESPEJOIA ?
ND_ _
(CR) +TU ARG_
TR ou MU _ _ _
S.F. TURANIELLOÏDAEA
PENICULINA

E - DISCUSSION. CONCLUSIONS.

Il nous faut maintenant décider de la position que doit occuper Turaniella vitrea. L'étude des différentes ultrastructures somatiques et buccales nous permet de distinguer chez ce Cilié une dualité de caractères. Il est certain que son organisation corticale dans les régions somatiques, bien qu'elle soit incomplète (absence de faisceaux de tubules, absence de mucocystes), de même que l'organisation de la pellicule externe dans le territoire occupé par ses deux premières structures ciliaires, ajoutées à des détails inhabituels pour les Péniculiens, décelés dans les processus de sa morphogenèse incitent à faire de cet Infusoire un Hyménostome Tétrahyménien.

Cependant les caractéristiques du peniculus que nous avons retrouvées dans leur totalité dans ses deux premières structures ciliaires buccales et le jugement de valeur que nous avons porté sur cette unité, que nous considérons comme un caractère exclusivement péniculien, nous amènent à considérer que chez cet Infusoire l'organisation du peniculus (suivi d'un quadrulus) entraîne plutôt un rapprochement avec les Hyménostomes Péniculiens.

Turaniella vitrea possède dans ses ultrastructures corticales et dans la zone superficielle de ses peniculus, une organisation qui n'est pas complètement réalisée et fait penser aux Tétrahyméniens tout en le rapprochant aussi des Péniculiens du second ensemble que nous avons distingué dans ce sous-ordre.

Nous pensons que parmi les Péniculiens, Turaniella vitrea peut être considérée comme le chef de file d'une super-famille où seraient regroupés des Ciliés possédant un agencement de leurs structures ciliaires buccales identique à celui des Péniculiens reconnus et des structures corticales proches de celles qui ont été observées chez certains d'entre eux; mais dont le système ciliaire buccal n'aurait pas atteint son autonomisation. En admettant cette hypothèse, on peut associer à Turaniella vitrea le genre Espejoia qui possède une ébauche buccale "qui apparaît comme un champ cinétosomien à partir de la cinétie 1 et qui s'organise en constituant deux peniculus et une membrane quadripartite du type Paramecium", comme l'ont décrit Fauré-Frémiet et Mugard (1949) et comme l'a souligné Fauré-Frémiet en 1950. Ces deux genres constitueraient à notre avis la super-famille des TURANIELLOIDEA dans le sous-ordre des Peniculina.

Les autres espèces de Ciliés déjà intégrées aux Péniculiens constitueront la super-famille des FRONTONOIDEA. Cette super-famille se compose des familles suivantes :

la famille des Frontoniidae qui renferme les espèces des genres Frontonia et Disematostoma

la famille des Parameciidae avec les espèces du genre Paramecium et le genre Faurella

la famille des Urocentridae avec le genre Urocentrum.

Entre les Frontoniidae et les Parameciidae, nous intercalerons la famille des Stokesiidae créée par Roque (1961 a) qui justifie sa création et sa position par des caractères morphologiques préfigurant les Parameciidae. Nous ne pouvons pas actuellement discuter de ce problème ne possédant pas de renseignements suffisants concernant les ultrastructures de Stokesia vernalis, c'est pourquoi nous conservons à la même place la famille créée pour ce genre. Nous y ajouterons le genre Neobursaridium gigas connu par les travaux de Thurston (1964), Nilsson (1962-1969) et Dragesco et Tuffrau (1967). Ces derniers

auteurs avaient proposé de créer une nouvelle famille des Neobursariidae qui était la seconde famille "intermédiaire" après les Stokesiidae et avant les Parameciidae. Si les travaux de Nilsson (1969) nous montrent que cet Infusoire a de nombreux caractères qui les rapprochent des Parameciidae, nous ne pouvons, dans l'état actuel de nos connaissances, le séparer définitivement de Stokesia du point de vue de ses ultrastructures. En attendant une étude ultrastructurale comparée de ces deux genres, nous préférons l'incorporer dans les Stokesiidae, avec ses caractères, et conserver une seule famille "intermédiaire" qui pourra peut-être se scinder en deux plus tard.

Nous ajouterons à cette répartition une famille que Jankowski (1967) avait distinguée dans sa nouvelle classification : la famille des Lembadionidae. Nous pensons que sa création peut être justifiée chez le genre Lembadion par son ultrastructure corticale, par son cytosquelette buccal, par la présence d'un seul peniculus hypertrophié, autant de faits déjà signalés par de Puytorac (1967) et aussi par sa morphogenèse qui est pour l'essentiel semblable à celle des Péniculiens connus (Tuffrau 1963).

Pendant longtemps, on avait aussi admis que les Ophryoglènes faisaient partie des Hyménostomes Péniculiens. Les nombreux travaux qui leur ont été consacrés et sont poursuivis tant sur les processus de la morphogenèse que sur l'étude de leurs ultrastructures buccales et les résultats qui ont été présentés, nous ont amené à penser en accord avec d'autres auteurs (Canella, Corliss, Small, Jankowski) que les Ophryoglènes doivent être sorties des Hyménostomes Péniculiens, comme le reconnaissent actuellement de Puytorac, Roque et Savoie (inédit).

Autour du "fil conducteur" : l'unité de structure du peniculus et à l'aide des caractéristiques observées soit dans l'organisation de leur cortex et de leur infraciliature buccale, soit dans les agencements particuliers réalisés autour de leur zone d'ingestion et en tenant compte du degré d'autonomisation de leur système ciliaire buccal, nous présentons dans le Tableau n° 9 le sous-ordre des Peniculina et sa répartition en deux superfamilles. Les nombreuses familles qui les constituent reflètent la diversification générique et spécifique réalisée par les Hyménostomes Péniculiens. Plusieurs essais ont été tentés qui ont très souvent atteint le stade de l'autonomisation du système ciliaire buccal lié à des modifications ultrastructurales importantes sans lendemain ("dead and groups" Corliss 1961) à l'inverse des Hyménostomes Tétrahyméniens dont ils sont surtout séparés par l'organisation des membranelles.

Nous considérons cette répartition comme un essai très perfectible. De nombreux renseignements concernant les ultrastructures corticales et buccales (Stokesia, Neobursaridium, Clathrostoma (?)) ainsi que les territoires privilégiés de la zone d'ingestion et leur mode de fonctionnement font encore défaut; leur étude doit être entreprise et faire l'objet de recherches futures.

BIBLIOGRAPHIE.

AFZELIUS B. A. (1959). - Electron microscopy of the sperm tail. Results obtained with a new fixative. J. Biophys. Biochem. Cytol., 5, p. 269-278.

AFZELIUS B. A. (1960). - A unique type of cilium in the ctenophore swimming plates. Proc. eur. reg. Conf. Elect. Micr. Delft, 2, p. 926-928.

AFZELIUS B. A. (1961). - The fine structure of the cilia from ctenophore swimming plates. J. Biophys. Biochem. Cytol., 9, p. 383-394.

ALBARET J. L. (1966). - Contribution à l'étude de la régénération du Cilié Ophryoglena mucifera Mugard, 1948. Thèse 3ème cycle, Université de Clermont-Ferrand.

ALBARET J. L. (1968). - Observations sur la région buccale du Cilié Ophryoglena mucifera et sur sa régénération. Protistologica, 4 (2), p. 169-178.

ALBARET J. L. (1970). - Observations sur les Nyctothères des genres Nyctotherus Leidy et Metanyctotherus n. gen., Ciliés Hétérotriches parasites de Myriapodes africains. Protistologica, 6 (2), p. 225-239.

ALLEN R. D. (1967). - Fine structure, reconstruction and possible functions of components of the cortex of Tetrahymena pyriformis. J. Protozool., 14 (4), p. 553-565.

ALLEN R. D. (1971). - Fine structure of membranous and microfibrillar systems in the cortex of Paramecium caudatum. J. Cell. Biol., 49 (1), p. 1-20.

ANDRE J. et VIVIER E. (1962). - Quelques aspects ultrastructuraux de l'échange micronucléaire lors de la conjugaison chez Paramecium caudatum. J. Ultrastr. Res., 6, p. 390-406.

ANTIPA G. A. (1971). - Structural differenciation in the somatic cortex of a ciliated protozoan Conchophthirius curtus Engelmann 1862. Ph. D. University of Illinois, Urbana-Champaign.

ANTIPA G. A. et SMALL E. B. (1969). - The buccal structure of Conchophthirius and its morphogenesis. J. Protozool., 16 (suppl.), p. 6.

BALBIANI E. (1888). - Recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires Ciliés. Rec. Zool. Suisse, 5, p. 1-72.

BANNISTER L. H. et TATCHEL E. C. (1968). - Contractility and the fibre systems of Stentor coeruleus. J. Cell. Sci., 3, p. 295-308.

BAUDOIN J. et PUYTORAC P. DE (1968). - Aspect de l'ultrastructure d'Operculariella parasitica Stammer (Cilié Péritriche). Ann. Stat. Biol. Besse, 3. p. 203-207.

BEALE G.H. (1954). - The genetics of Paramecium aurelia. Cambridge University Press.

BEYERSDORFER K. et DRAGESCO J. (1952 a). - Microscopie électronique des trichocystes de Frontonia. Congr. Micr. Electr. (Rev. d'Opt.), Paris, p. 655-660.

BEYERSDORFER K. et DRAGESCO J. (1952 b). - Etude comparative des trichocystes de sept espèces de Paramécies. Congr. Micr. Electr. (Rev. d'Opt.), Paris, p. 661-672.

BHATTIA B. L. et MULLICK B. K. (1930). - On some fresh-water Ciliates from Kashmir. Arch. f. Protistenk., 72, p. 390-403.

BOHATIER J. (1970). - Structure et ultrastructure de Lacrymaria olor (O. F. M. 1786). Protistologica, 6 (3), p. 331-342.

BOZLER E. (1924). - Ueber die Morphologie der Ernährungsorganelle und Physiologie der Nahrungsaufnahme von Paramecium caudatum. Arch. f. Protistenk., 49, p. 163-215.

BOZLER E. (1926). - Reizphysiologische Untersuchungen an Paramecien. Zool. Anz., 2, p. 124-129.

BRADBURY P. C. (1965). - The infraciliature and argyrome of Opisthonecta henneguyi Fauré-Frémiet. J. Protozool., 12 (3), p. 345-363.

BRADFIELD J. R. G. (1955). - Fibre patterns in animal flagella and cilia. Symp. Soc. Exp. Biol., 9, p. 306-344.

BRODSKY A. (1908). - Observations sur la structure intime de Frontonia leucas Ehrb. Rev. Suisse Zool., 16, p. 75-130.

BRODSKY A. (1925). - Deux Infusoires holotriches nouveaux du Turkestan. Bull. Univ. Asie Cent., 8, p. 40-44.

BROOK A. F. (1952). - Some observations on the feeding of Protozoa on freshwater alguae. Hydrobiologia, 4, p. 281-293.

BUHSE H. E. et CORLISS J. O. (1969). - Application of the scanning electron microscope to the study of the morphogenetic events of macrostome formation in the protozoan Tetrahymena vorax. Proceedings of the Second Annual Scanning Electron Microscope Symposium Chicago (Illinois).

BULLINGTON W. E. (1939). - A study of spiraling in the ciliate Frontonia with a review of the genus and a description of two new species. Arch. f. Protistenk., 92, p. 10-66.

CANELLA M. F. (1970). - Sur les organelles ciliaires de l'appareil buccal des Hyménostomes et autres Ciliés. Ann. Univ. Ferrara N. S., Sez. III, Biol. Anim., 235 p.

CANELLA M. F. et ROCCHI-CANELLA J. (1964). - Morfo-fisiologia e morphogenesi dell' apparato orale di Ophryoglena. Strutture buccali e abitudini alimentari dei Ciliati. Ann. Univ. Ferrara, N. S., Sez. III, Biol. Anim., 2, p. 190-292.

CARASSO N., FAVARD P. et GOLDFISHER S. (1964). - Localisation à l'échelle des ultrastructures, d'activités de phosphatases en rapport avec les processus digestifs chez un Cilié (Campanella umbellaria). J. Microsc., 3, p. 297-322.

CHARRET R. et FAURE-FREMIET E. (1967). - Technique de rassemblement de microorganismes : préinclusion dans un caillot de fibrine. J. Microsc., 6 (7), p. 1063-1066.

CHATTON E. et LWOFF A. (1935). - Les Ciliés Apostomes. I. Aperçu historique et général; étude monographique des genres et des espèces. Arch. Zool. Exp. et Gén., 77, p. 1-453.

CHATTON E. et LWOFF A. (1936). - Techniques pour l'étude des Protozoaires, spécialement de leurs structures superficielles (cinétome et argyrome). Bull. Soc Fr. de Microsc., 5, p. 25-39.

CORLISS J. O. (1953). - Silver impregnation of ciliated protozoa by the Chatton-Lwoff technique. Stain. technol., 28, p. 97-100.

CORLISS J. O. (1956). - On the evolution and systematics of ciliated protozoa. Systematic Zoology, 5 (2), p. 68-140.

CORLISS J. O. (1961). - The ciliated Protozoa : characterization, classification and guide to the litterature. Oxford, Pergamon Press, 310 p.

DEFLANDRE G. (1929). - Sur l'introduction de la nigrosine dans la technique des frottis secs d'Infusoires. Ann. Protistol., 2, p. 121-124.

DEROUX G. et FAIDY Cl. (1966). - Imprégnations rapides à la nigrosine applicables à la micro-écologie des surfaces. Hydrobiologia, 27 (1-2), p. 39-64.

DIDIER P. (1968). - Observations préliminaires sur l'ultrastructure de Faurella thermalis Roque 1966, Cilié Hyménostome Péniculien. Ann. Stat. Biol. Besse, 3, p. 267-269.

DIDIER P. (1969). - Sur l'ultrastructure buccale de quelques Ciliés Hyménostomes Péniculiens. Progress in Protozool., IIIrd. Int. Congr. of Protozool., Léningrad, p. 60.

DIDIER P. (1970 a). - Sur les modalités d'élaboration des némadesmes chez certains Hyménostomes Péniculiens. C. R. Soc. Biol., 164 (2), p. 313-317.

DIDIER P. (1970 b). - Sur l'ultrastructure et les modalités d'élaboration des némadesmes chez quelques Ciliés Hypénostomes Péniculiens Frontoniidae. Protistologica 6 (4), p. 373-382.

DIDIER P. et BOHATIER J. (1970). - Structures microfibrillaires chez le Cilié Lacrymaria olor (O. F. Müller). C. R. Soc. Biol., 164 (2), p. 317-319.

DIDIER P. et CHESSA M. G. (1970). - Observations sur les infraciliatures somatique et buccale de Colpoda cucullus (Cilié Holotriche Trichostome). Protistologica, 6 (3), p. 301-309.

DIDIER P., IFTODE F. et VERSAVEL G. (1970). - Morphologie, morphogénèse de bipartition et ultrastructure de Turaniella vitrea Brodsky (Cilié Hyménostome Péniculien). II. Aspects de l'ultrastructure de Turaniella vitrea Brodsky. Protistologica, 6 (1), p. 21-29.

DIDIER P. et PUYTORAC P. DE (1968). - Observations sur l'ultrastructure buccale du Cilié Péniculien : Urocentrum turbo M. Ann. Stat. Biol. Besse, 3, p. 243-246.

DILLER W. F. et EARL P. R. (1958). - Paramecium jenningsi, n. sp. J. Protozool., 5, p. 155-158.

DIPPELL R. V. (1964). - Perpetuation of cortical structure and pattern in P. aurelia. Proc. 11th. Intern. Congr. Cell. Biol. Excerpta Med., 77, p. 16-17.

DIPPELL R. V. et SONNEBORN T. M. (1957). - Structure of the Paramecium aurelia macronucleus as revealed by electron microscopy. Proc. 2nd. Acad. Sc., 66, p. 60.

DRAGESCO J. (1954). - Contribution à la connaissance d'un Infusoire commensal de l'Amphioxus : Frontonia branchiostomae (Codreanu). Vie et Milieu, 4, p. 605-607.

DRAGESCO J. (1960). - Les Ciliés mésopsammiques littoraux : systématique, morphologie, écologie. Trav. Stat. Biol. Roscoff, 12, p. 1-356.

DRAGESCO J. (1966). - Ciliés libres de Thonon et ses environs. Protistologica, 2, p. 59-95.

DRAGESCO J. (1968). - A propos de Neobursaridium gigas, Balech 1941 : sténothermie, inclusions, ultrastructure des trichocystes. Protistologica, 4 (2), p. 157-166.

DRAGESCO J. (1970). - Ciliés libres du Cameroun. Ann. Fac. Sci. Yaoundé (Numéro hors série), 141 p.

DRAGESCO J., AUDERSET G. et BAUMANN M. (1965). - Observations sur la structure et la génèse des trichocystes toxiques et des protrichocystes de Dileptus (Ciliés Holotriches). Protistologica, 1 (2), p. 81-90.

DRAGESCO J. et TUFFRAU M. (1967). - Neobursaridium gigas Balech, 1941, Cilié Holotriche Hyménostome pantropical. Protistologica, 3 (2), p. 133-147.

DUPY J. (1969). - Contribution à l'étude des variations des teneurs en ADN nucléaire chez les Paramécies, dans les conditions naturelles et expérimentales. Thèse, Faculté des Sciences, Université de Clermont-Fd

EHRENBERG C. G. (1838). - Die Infusionsthierchen als Vollkommene Organismen. Leipzig.

EHRET C. F. et HALLER G. DE (1963). - Origin, development and maturation of organelles and organelles systems of the cell surface in Paramecium. J. Ultrastr. Res., 6 (suppl.), p. 3-42.

EHRET C. F. et MC ARDLE E. W. (1971). - The structure of Paramecium as viewed from its constituent levels of organization. (Sous presse).

EHRET C. F. et POWERS E. L. (1957). - The organization of gullet organelles in Paramecium bursaria. J. Protozool., 4 (1), p. 55-59.

EHRET C. F. et POWERS E. (1959). - The cell surface of Paramecium. Intern. Rev. Cytol., 8, p. 97.

ELLIOTT A. M. et CLEMMONS G. L. (1966). - An ultrastructural study of ingestion and digestion in Tetrahymena pyriformis. J. Protozool., 13 (2), p. 311-323.

ESTEVE J. C. (1970). - Distribution of acid phosphatase in Paramecium caudatum : its relations with the process of digestion. J. Protozool., 17 (1), p. 24-35.

FABRE-DOMERGUE P. L. (1888). - Recherches anatomiques et physiologiques sur les Infusoires Ciliés. Ann. Sc. Nat. (Série 7, Zool.), 5, p. 1-140.

FAURE-FREMIET E. (1924). - Contribution à la connaissance des Infusoires Ciliés planctoniques. Bull. Biol. Fr. et Belg., Suppl. 6, p. 1-171.

FAURE-FREMIET E. (1949). - Morphologie comparée des Ciliés Holotriches Trichostomata et Hymenostomata. C. R. XIIIème Congrès Intern. Zool., Paris 1948, p. 215-216.

FAURE-FREMIET E. (1950). - Morphologie comparée et systématique des Ciliés. Bull. Soc. Zool. Fr., 75, p. 109-122.

FAURE-FREMIET E. (1954). - Morphogénèse de bipartition chez Urocentrum turbo (Cilié Holotriche). J. Embryol. Exp. Morph., 2, p. 227-238.

FAURE-FREMIET E. (1961 a). - Documents et observations écologiques et pratiques sur la culture des Infusoires Ciliés. Hydrobiologia, 18 (4), p. 300-320.

FAURE-FREMIET E. (1961 b). - Cils vibratiles et flagelles. Biol. Rev., 36, p. 464-536.

FAURE-FREMIET E. (1961 c). - Les Ciliés Cyrtophorina et leur diversification morphologique. C. R. Acad. Sc. Paris, 252, p. 3912-3916.

FAURE-FREMIET E. (1962 a). - Le genre Paranassula Kahl. (Ciliata Cyrtophorina). Cah. Biol. Mar., 3, p. 61-77.

FAURE-FREMIET E. (1962 b). - Pouvoir lytique et phosphatase acide chez les Ciliés. C. R. Acad. Sc. Paris, 254, p. 2691-2694.

FAURE-FREMIET E. (1970). - Microtubules et mécanismes morphopoiétiques. Ann. Biol., 9 (1-2), p. 1-61.

FAURE-FREMIET E. et ANDRE J. (1965). - L'organisation du Cilié Gymnostome Plagiocampa ovata. Arch. Zool. Exp. Gén., 105 (2), p. 361-367.

FAURE-FREMIET E. et ANDRE J. (1967). - Etude au microscope électronique du Cilié Pseudomicrothorax dubius Maupas. J. Protozool., 14 (3), p. 464-473.

FAURE-FREMIET E. et ANDRE J. (1968). - L'organisation corticale des Ciliata. C. R. Acad. Sc. Paris, 266, p. 487-490.

FAURE-FREMIET E. et ROUILLER C. (1959). - Le cortex de la vacuole contractile et son ultrastructure chez les Ciliés. J. Protozool., 6 (1), p. 29-37.

FAVARD P. et CARASSO N. (1964). - Etude de la pinocytose au niveau des vacuoles digestives des Ciliés Péritriches. Exp. Cell. Res., 12, p. 135-144.

FURGASON W. H. (1940). - The significant cytostomal pattern of the "Glaucoma-Colpidium group" and a proposed new genus and species, Tetrahymena geleii. Arch. f. Protistenk., 94, p. 224-266.

FURGASON W. H., SMALL E. B. et LOEFFER J. B. (1960). - News ideas regarding the morphogenesis of the buccal apparatus in hymenostome ciliates. Xe. Congr. Int. Biol. Cell. Paris, p. 230.

GELEI J. VON (1925). - Ein neues Paramecium aus der Umgebung von Szeged : Paramecium nephridiatum n. sp. Allat-közlem, 22, p. 121-59 (en hongrois avec résumé en allemand).

GELEI J. VON (1934 a). - Der feinere Bau des Cytopharynx von Paramecium und seine Bedeutung. Arch. f. Protistenk., 82, p. 331-362.

GELEI J. VON (1934 b). - Der Cytopharynx der Parameeien. Math. Naturwiss. Anz. ung. Akad. Wiss., 51, p. 517-550 (en hongrois avec résumé en allemand).

GELEI J. VON (1937). - Ein neues Fibrillensystem im Ectoplasma von Paramecium. Arch. f. Protistenk., 89, p. 133.

GELEI J. VON (1938). - Paramecium nephridiatum. Arch. f. Protistenk., 91, p. 343-356.

GELEI J. VON (1954). - Uber die Lebengemeinschaft einiger temporärer Tümpel auf einer Bergwisse im Börzsöygebirge (Oberhungarn). III. Ciliaten. Acta Biol. Acad. Sci. Hung., 5, p. 259-243.

GENERMONT J. (1962). - La génétique des Ciliés. Rev. Quest. Scient., 20 Janvier 1962, p. 38-80.

GENERMONT J. (1966). - Recherches sur les modifications durables et le déterminisme génétique de certains caractères quantitatifs chez Paramecium aurelia. Thèses, Faculté des Sciences, Paris.

GIBBONS J.R. (1961). - The relationship between the fine structure and direction of heat in gill cilia of lamellibranch mollusc. J. Biophys. Biochem. Cytol., 11, p. 179-205.

GIL R. et PEREZ-SILVA J. (1964 a). - La infraciliation de Frontonia acuminata Ehrenberg. Microbiol. Espan., 17 (2-3), p. 69-77.

GIL R. et PEREZ-SILVA J. (1964 b). - La infraciliation de Frontonia leucas Ehrenberg. Microbiol. Espan., 17 (4), p. 239-254.

GIL R. et PEREZ-SILVA J. (1964 c). - The infraciliature of Frontonia depressa Stokes. Arch. f. Protistenk., 107, p. 363-372.

GIL R. et PEREZ-SILVA J. (1965). - Ciliature and infraciliature of the buccal organelles in the Hymenostomata. Progress in Protozool. IInd. Intern. Congr. of Protozool., London, p. 212.

GOLDSMITH W.M. (1922). - The process of ingestion in ciliate Frontonia. J. Exp. Zool., 36, p. 333-351.

GOLINSKA K. et GRAIN J. (1969). - Observations sur les modifications ultrastructurales lors de la régénération chez Dileptus cygnus Clap. et Lach. 1859 (Cilié Holotriche Gymnostome). Protistologica, 5 (3), p. 447-464.

GRAIN J. (1964). - Ultrastructure de l'appareil buccal d'Alloiozona trizona Hsiung. C. R. Acad. Sc. Paris, 258, p. 331-333.

GRAIN J. (1965). - Premières observations sur les systèmes fibrillaires chez quelques Ciliés des Ruminants et des Equidés. Arch. Zool. Exp. Gén., 105, p. 185-190.

GRAIN J. (1966 a). - Etude cytologique de quelques Ciliés Holotriches endocommensaux des Ruminants et des Equidés. Protistologica, 2 (1-2), p. 59-141 et p. 5-52.

GRAIN J. (1966 b). - Confirmation, par la microscopie électronique, de la place des Balantidium dans l'ordre des Trichostomatida. C. R. Acad. Sc. Paris, 263, p. 1864-1867.

GRAIN J. (1969). - Le cinétosome et ses dérivés chez les Ciliés. Ann. Biol., 8 (1-2), (4e. S), p. 53-96.

GRAIN J. et GOLINSKA K. (1969). - Structure et ultrastructure de Dileptus cygnus Claparède et Lachmann 1859, Cilié Holotriche Gymnostome. Protistologica, 5 (2), p. 269-291.

GRASSE P. P. et MUGARD H. (1961). - Les organites mucifères et la formation du kyste chez Ophryoglena mucifera (Inf. Holotriche). C. R. Acad. Sc. Paris, 253, p. 31-32.

GRIMSTONE A. V. (1961). - Fine structure and morphogenesis in protozoa. Biol. Rev., 36, p. 97-150.

HALLER G. DE (1968). - Morphogénèse expérimentale chez les Ciliés. II. Effets d'une irradiation UV sur la différenciation des cils chez Paramecium aurelia. Rev. Suisse Zool., 75 (3), p. 583-588.

HALLER G. DE (1969). - Morphogénèse expérimentale chez les Ciliés. III. L'effet d'une irradiation UV sur la génèse des trichocystes chez Paramecium aurelia. Protistologica, 5 (1), p. 115-120.

HERTWIG R. (1889). - Ueber die Conjugation der Infusorien. Abh. Bay. Akad. Wiss., 17, p. 150-233.

HILL J. (1752). - An history of Animals. In Compleat Natural History, Vol. III, Osborne, 3, London.

HOVASSE R. (1969). - Trichocystes ou corps trichocystoïdes, et nématocystes chez les Protistes. Ann. Stat. Biol. Besse, 4, p. 245-269.

HOWARD E., BUHSE J. R. et CORLISS J. O. (1968). - Fine structure of Tetrahymena vorax macrostomes. J. Protozool., 15 (suppl.), p. 10.

HUFNAGEL L. A. (1966). - Fine structure and DNA of pellicles isolated from Paramecium aurelia. Proc. 6th. Int. Congr. Electron Microscopy, Kyoto, p. 237-240.

HUFNAGEL L. A. (1967). - Physical and chemical studies on isolated pellicles of Paramecium aurelia. (Ph. D. Dissertation, University of Penn.).

HUFNAGEL L. A. (1969). - Cortical structure of Paramecium aurelia. J. Cell Biol., 40 p. 779-801.

IFTODE F. et VERSAVEL G. (1968). - Le genre Turaniella Brodsky et la diversification structurale des Ciliés Peniculina. C. R. Acad. Sc. Paris, 267, p. 1379-1382.

IFTODE F., VERSAVEL G. et DIDIER P. (1969). - Morphologie, morphogénèse de bipartition et ultrastructure de Turaniella vitrea Brodsky (Cilié Hyménostome Péniculien). I. Structures infraciliaires et morphogénèse. Protistologica, 5 (4), p. 523-533.

INABA F., SIGANUMA Y. et IMAMOTO K. (1966). - Electron microscope observations on nuclear exchange during conjugation in Paramecium multimicronucleatum. J. Protozool., 13 (suppl.), p. 27.

JAKUS M. A. (1945). - The structure and properties of the trichocysts of Paramecium. J. Exp. Zool., 100, p. 457-485.

JAKUS M. A. et HALL C. E. (1946). - Electron microscope observations of the trichocysts and cilia of Paramecium. Biol. Bull., 91, p. 141-144.

JAKUS M. A., HALL C. E. et SCHMITT F. O. (1942). - Electron microscope studies of the structure of Paramecium trichocysts. Anat. Rec., 84, p. 474-475.

JANKOWSKI A. W. (1967). - Principles of construction of a system of ciliate protozoa (Protozoa : Ciliophora). Zool. Inst. Acad. Sci., U. S. S. R. Sci. Sen, Leningrad, 63, p. 3-52 (en russe).

JURAND A. (1961). - An electron microscope study of food vacuoles in Paramecium aurelia. J. Protozool., 8, p. 125-130.

JURAND A. et SELMAN G. G. (1969). - The anatomy of Paramecium aurelia. Macmillan, St-Martin's Press, New York, 218 p.

KAHL A. (1930-1935). - Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria) Fisher-Jena (Allgemeiner Teil und Holotricha Prostomata 1930; Holotricha 1931; Spirotricha 1932; Peritricha und Chonotricha 1935).

KANEDA M. (1962). - Fine structure of the oral apparatus of the Gymnostome ciliate Chlamydodon pedarius. J. Protozool., 9 (2), p. 188-195.

KENNEDY J. R. (1965). - Fine structure of the oral region of Frontonia leucas. Progress in Protozoology. IInd. Intern. Congr. of Protozool., London.

KENNEDY J. R. (1967). - The occurence of a Golgi apparatus and related structures in the ciliated protozoan Frontonia leucas. J. Protozool., 14, suppl., p. 25.

KENT W. S. (1880-1882). - A manual of the Infusoria. Vol. I. III. David Bogue, London, p. 913.

LAUTERBORN R. (1894). - Die pelagischen Protozoen und rotatorien Helgolands : Wiss. Meeresunters, N. F., 1.

LEFEVRE M., JAKOB M. et NISBET M. (1952). - Auto- et hétéroantagonisme chez les Algues d'eau douce in vitro et dans les collections d'eau naturelle. Ann. Stat. Centr. Hydrobiol. appl., 4, p. 5-197.

LIEBERMANN P. R. (1929). - Ciliary arrangement in different species of Paramecium. Ann. Microsc. Soc., 48, p. 1-11.

LOM J. et CORLISS J.O. (1971). - Morphogenesis and cortical ultrastructure of Brooklynella hostilis, a dysteriid ciliate ectoparasitic on marine fishes. J. Protozool., 18 (2), p. 261-281.

LOM J., CORLISS J.O. et NOIROT C. (1966). - Comparison of the buccal apparatus in thigmotrich and peritrich ciliates. J. Protozool., 13 (suppl.), 8.

LOM J., CORLISS J.O. et NOIROT-TIMOTHEE C. (1948). - Observations on the ultrastructure of the buccal apparatus in thigmotrich ciliates and their bearing on thigmotrich-peritrich affinities. J. Protozool., 15 (4), p. 824-840.

LUFT J.H. (1961). - Improvments in epoxy resin embedding methods. J. Biophys. Biochem. Cytol., 9, p. 404-414.

LUND E.E. (1933). - A correlation of the silverline and neuromotor systems of Paramecium. Univ. Calif. Public. Zool., 39 (2), p. 35-75.

LUND E.E. (1941). - The feeding mechanisms of various ciliated protozoa. J. Morph., 69, p. 563-573.

MAUPAS E. (1883). - Contribution à l'étude morphologique et anatomique des Infusoires Ciliés. Arch. Zool. Exp. et Gén. (série 2), 1, p. 427-664.

METENIER G. (1970). - Etude sur la localisation cytochimique de quelques hydrolases chez un Cilié histophage : Ophryoglena mucifera. D.E.A. de Biologie Animale, Clermont-Ferrand.

METENIER G. (1971). - Localisation de l'activité phosphatasique acide pendant les différents stades du cycle de développement du Cilié histophage : Ophryoglena mucifera Mugard 1948. C. R. Acad. Sc. Paris (sous presse).

METZ C.B., PITELKA D.R. et WESTFALL J.C. (1953). - The fibrillar systems of ciliates as revelated by the electron microscope. I. Paramecium. Biol. Bull. Woods Hole, 104, p. 408-425.

MILLER O.L. et STONE G.E. (1963). - Fine structure of the oral area of Tetrahymena patula. J. Protozool., 10 (3), p. 280-288.

MILLONIG G. (1961). - A modified procedure for lead staining of thin sections. J. Biophys. Biochem. Cytol., 11 (3), p. 736-739.

MUGARD H. (1948). - Régulation du nombre des cinéties au cours du cycle de croissance et de division chez un Cilié : Ichthyophthirius multifiliis Fouquet. Arch. Anat. Micr. et Morph. Exp., 37, p. 204-213.

MUGARD H. (1949). - Contribution à l'étude des Hyménostomes histophages. Ann. Soc. Nat. Zool., 10, p. 171-269.

MUGARD H. et ROUYER M. (1966). - Cultures axéniques d'Infusoires histophages (Ophryoglena mucifera). J. Protozool., 13, (suppl.), p. 39.

MUGARD H. et ROUYER M. (1967). - Influence de la température sur Ophryoglena mucifera, en culture axénique et non axénique. Protistologica, 3 (4), p. 475-480.

MULLER O. F. (1773). - Vermium Terrestrium et Fluviatilium, seu Animalium infusorium, Helminthicorum et Testaceorum, non Marinorum, Succinta Historia. Havniae Lipsiae, 135 p.

MULLER O. F. (1786). - Animalcula Infusoria Fluviatilia et Marina. Havniae et Lipsiae, 367 p.

NILSSON J. (1962). - Observations on Neobursaridium gigas Balech, 1941 (Ciliata Heterotrichida). J. Protozool., 8, p. 273-276.

NILSSON J. (1969). - The fine structure of Neobursaridium gigas (Balech). Compt. Rend. Trav. Lab. Carlsberg, 37 (3), p. 49-76.

NILSSON J. et WILLIAMS N. E. (1966). - An electron microscope study of the oral apparatus of Tetrahymena pyriformis. Compt. Rend. Trav. Lab. Carlsberg, 35, 119-141.

NOIROT-TIMOTHEE C. (1958). - Etude au microscope électronique des fibres rétrociliaires des Ophryoscolecidae : leur ultrastructure, leur insertion, leur rôle possible. C. R. Acad. Sc. Paris, 246, p. 2293-2295.

NOIROT-TIMOTHEE C. (1960). - Etude d'une famille de Ciliés : les Ophryoscolecidae, structures et ultrastructures. Ann. Sci. Nat. Zool., 2, 12e. série, p. 527-718.

NOIROT-TIMOTHEE C. (1968). - Les sacs parasomaux sont des sites de pinocytose. Etude expérimentale à l'aide de thorotrast chez Trichodinopsis paradoxa (Ciliata - Peritricha). C. R. Acad. Sc. Paris, 267, p. 2334-2336.

NOIROT-TIMOTHEE C. et LOM J. (1965). - L'ultrastructure de "l'haplocinétie" des Ciliés Péritriches. Comparaison avec la membrane ondulante des Hyménostomes. Protistologica, 1 (1), p. 33-41.

PAULIN J. J. (1967). - The fine structure of Nyctotherus cordiformis (Ehrenberg). J. Protozool., 14 (2), p. 183-196.

PECK R. K. (1971). - Fine structure, morphogenesis and interrelationships within representatives of three ciliated protozoan genera. Ph. D. University of Illinois, Urbana-Champaign.

PECK R. K. et SMALL E. B. (1969). - Fine structure of the buccal apparatus of Dexiotricha colpidiopsis and Dexiotricha sp. J. Protozool., 16 (suppl.), p. 6.

PENARD E. (1922). - Etudes sur les Infusoires d'eau douce. Georg. et Cie, Genève, 331 p.

PITELKA D. R. (1961). - Fine structure and fibrillar systems of three tetrahymenid ciliates. J. Protozool., 8 (1), p. 75-89.

PITELKA D. R. (1963 a). - Electron microscopic structure of protozoa. Oxford Pergamon Press, 269 p.

PITELKA D. R. (1963 b). - Fine structure of the buccal apparatus in Paramecium. Proceedings XVI Int. Congr. Zool. Washington, 2, p. 293.

PITELKA D. R. (1964). - The morphology of the cytostomal area in Paramecium. J. Protozool., 9 (11) (suppl.), p. 14-15.

PITELKA D. R. (1965). - New observations on cortical ultrastructure in Paramecium. J. Microsc., 4 (3), p. 373-394 .

PITELKA D. R. (1968). - Fibrillar system in flagellates and ciliates. Research in Protozoology, 3, Oxford, Pergamon Press, p. 281-388.

PITELKA D. R. et CHILD F. M. (1964). - The locomotor apparatus of ciliates and flagellates : relations between structures and function. Biochemistry and Physiology of Protozoa, New York, Academic Press, 3, p. 131-198.

POWERS E. L., EHRET C. F. et ROTH L. E. (1954). - Morphology of the mitochondrion and its relationship to other structures in Paramecium. J. Protozool., 1 (suppl.), p. 5.

POWERS E. L., EHRET C. F. et ROTH L. E. (1955). - Mitochondrial structure in Paramecium as revealed by electron microscopy. Biol. Bull., 108, p. 182-195.

PREER J. R. (1967). - Genetics of the protozoa. Research in Protozoology, 3. Oxford. Pergamon Press.

PRELLE A. (1965). - Quelques aspects de l'ultrastructure du Cilié Leptopharynx costatus Mermod. Protistologica, 1 (1), p. 23-28.

PROPPER A. (1965). - Différences de sensibilité à la température chez deux variétés de Paramecium caudatum. Arch. Zool. Exp. Gén., 105 (2), p. 259-271.

PUYTORAC P. DE (1964 a). - Sur l'ultrastructure des trichocystes mucifères chez le Cilié Holophrya vesiculosa, Kahl. C. R. Soc. Biol., 158, p. 526-528.

PUYTORAC P. DE (1964 b). - Quelques aspects de l'ultrastructure du Cilié Prorodon viridis Ehrbg-Kahl. Acta Protozool., 2, p. 147-151.

PUYTORAC P. DE (1965). - Sur l'ultrastructure du complexe cytostome - cytopharynx chez le Cilié Holotriche Holophrya vesiculosa Kahl. C. R. Soc. Biol., 159 (3), p. 661-663.

PUYTORAC P. DE (1967). - Aspects de l'ultrastructure du Cilié Lembadion lucens Maskell. Protistologica, 3 (3), p. 269-274.

PUYTORAC P. DE (1968). - Structure et ultrastructure de quatre nouvelles espèces de Ciliés Hysterocinetidae Diesing. Protistologica, 4 (4), p. 453-467.

PUYTORAC P. DE (1969). - Quelques particularités ultrastructurales (ciliaires et infraciliaires) des Ophryoglènes (Ciliés Péniculiens). C. R. Soc. Biol., 263 (2), p. 379-381.

PUYTORAC P. DE (1970). - Definition of ciliate descriptive terms. J. Protozool., 17 (2), p. 358.

PUYTORAC P. DE et BLANC J. (1967). - Observations sur les modifications ultrastructurales des micronoyaux chez Paramecium caudatum. C. R. Soc. Biol., 161 (2), p. 297-303.

PUYTORAC P. DE et GRAIN J. (1968). - Structure et ultrastructure de Sicuophora xenopi n. sp., Cilié Hétérotriche parasite du Batracien Xenopus fraseri Boul. Protistologica, 4 (3), p. 405-413.

PUYTORAC P. DE et NJINE T. (1971). - Sur l'ultrastructure des Loxodes (Ciliés Holotriches). Protistologica, 6 (4), p. 427-444.

PUYTORAC P. DE et PARET Y. (1965). - Monstruosités provoquées chez une Ophryoglène par action du formol sur les trophotomontes. Protistologica, 1 (1), p. 67-80.

PUYTORAC P. DE, ROQUE M. et TUFFRAU M. (1966). - Etude cytologique du Cilié Philaster digitiformis (Fabre-Domergue 1885). Protistologica, 2 (3), p. 5-16.

PUYTORAC P. DE et SAVOIE A. (1968). - Observations cytologiques et biologiques sur Prorodon palustris nov. sp. Protistologica, 4 (1), p. 53-60.

PYNE K. et TUFFRAU M. (1970). - Structure et ultrastructure de l'appareil cytopharyngien et des tubules complexes en relation avec celui-ci chez le Cilié Gymnostome Chilodonella uncinata Ehrbg. J. Microsc., 9 (4), p. 503-516.

RAABE Z. (1963). - La stomatogénèse chez Conchophthirius (Ciliata Thigmotricha). Acta Protozool., 1 (15), p. 139-145.

REES Ch. W. (1922). - The neuromotor apparatus of Paramecium. Univ. Calif. Publ. Zool., 20 (14), p. 333-364.

REYNOLDS E. S. (1963). - The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscope. J. Cell. Biol., 17, p. 208-212.

ROBERTSON J. D. (1959). - The ultrastructure of cell membranes and their derivatives Biochem. Soc. Symp., 16, p. 3-43.

ROBERTSON J. D. (1964). - Current problems of unit membrane structure and substructure. Intracellular membranous structure. Seno et Cowdry (Okayama, Japon), p. 379-428.

ROQUE M. (1961 a). - Recherches sur les Infusoires Ciliés : les Hyménostomes Péniculiens. Bull. Biol. Fr. et Belg., 95 (3), p. 431-519.

ROQUE M. (1961 b). - Frontonia microstoma Kahl. J. Protozool., 8, p. 334-341.

ROQUE M. (1961 c). - Frontoniella marina, n. sp. (Cilié Hyménostome). Bull. Inst. Océanogr. Monaco, 1222, p. 1-11.

ROQUE M. (1966). - Faurella thermalis, n. g., n. sp., Cilié Holotriche, Hyménostome Péniculien. Ann. Stat. Biol. Besse, 1, p. 65-66.

ROQUE M., PUYTORAC P. DE et SAVOIE A. (1965). - Ophryoglena bacterocaryon sp. nov., Cilié Holotriche Péniculien (cytologie, ultrastructure, cycle). Arch. Zool. Exp. et Gén., 105, p. 309.

ROQUE M., PUYTORAC P. DE et LOM J. (1967). - L'architecture buccale et la stomatogénèse d'Ichthyophthirius multifiliis Fouquet, 1876. Protistologica, 3 (1), p. 79-90.

ROQUE M. et SAVOIE A. (1966). - Trois espèces nouvelles d'Ophryoglènes : O. gelifera, n. sp., O. mucosa, n. sp., O. multimicronucleata, n. sp. (Ciliés Holotriches Péniculiens). J. Protozool., 13 (1), p. 12-20.

ROSENBERG L. E. et GRIM J. N. (1966). - Buccal structures of Opisthonecta henneguyi (syn. Telotrochidium) as seen in fragmented specimens. J. Protozool., 13 (suppl. 11), p. 8.

ROTH L. E., PIHLAJA D. J. et SHIGENAKA Y. (1970). - Microtubules in the heliozoan axopodium. I. The gradiant hypothesis of allosterism in structural proteins. J. Ultrastr. Res., 30, p. 7-37.

ROTH L. E. et SHIGENAKA Y. (1964). - The structure and formation of cilia and filaments in rumen protozoa. J. Cell. Biol., 20, p. 249-270.

ROUILLER C. et FAURE-FREMIET E. (1957 a). - L'ultrastructure des trichocystes fusiformes de Frontonia atra. Bull. Microsc. appl., 7, p. 135-139.

ROUILLER C. et FAURE-FREMIET E. (1957 b). - Ultrastructure réticulée d'une fibre squelettique chez un Cilié. J. Ultrastr. Res., 1, p. 1013.

ROUILLER C., FAURE-FREMIET E. et GAUCHERY M. (1957). - The pharyngeal protein fibres on the ciliates. Electron Microsc. Proceed. Stockholm Conf. Sept. 1956, p. 216-218.

ROUYER M., ROUYER-MUGARD H. et LAMY L. (1970). - Action comparée des tissus embryonnaires et cancéreux sur la division d'Ophryoglena mucifera, Infusoire Hyménostome histophage. C. R. Acad. Sc., 270, p. 2454-2456.

SANDON M. A. (1932). - The food of protozoa. Cairo, Misr. Solzkar, Press.

SAVOIE A. (1961). - Ophryoglena hypertrophica, n. sp. (Ciliata Hymenostomatida Ophryoglenidae). J. Protozool., 8 (3), p. 324-334.

SAVOIE A. (1962 a). - Ophryoglena mugardi, n. sp. (Ciliata Hymenostomatida Ophryoglenidae). Cycles de reproduction. J. Protozool., 9 (3), p. 296-303.

SAVOIE A. (1962 b). - Ophryoglena faurei, n. sp. (Ciliata Hymenostomatida Ophryoglenidae). J. Protozool., 9 (4), p. 427-434.

SAVOIE A. (1966). - Ophryoglena catenula, n. sp., Ophryoglène à tomitogénèse caténulaire. Ann. Stat. Biol. Besse, 1, p. 67-75.

SCHEWIAKOFF W. (1889). - Beiträge zur Kenntnis der Holotrichen Ciliaten. Bibl. Zool., 5, p. 1-77.

SCHNEIDER L. (1959 a). - Neue Befunde über den Feinbau des Cytoplasmas von Paramecium nach Einbettung in Vestopal W. Zeits. f. Zellforsch. mikrosk. Anat., 50, p. 61-77.

SCHNEIDER L. (1959 b). - Die Feinstruktur des Nephridialplasmas von Paramecium. Zool. Anz., 23 (suppl.), p. 457-470.

SCHNEIDER L. (1960). - Elektronenmikroskopische Untersuchungen über das Nephridialsystem von Paramecium. J. Protozool., 7 (1), p. 75-90.

SCHNEIDER L. (1963). - Elektronenmikroskopische Untersuchungen der Konjugation von Paramecium. I. Die Auflösung und Neubildung der Zellmembran bei Konjuganten (zugleich ein Beitrag zur Morphogenese cytoplasmatischer Membranen). Protoplasma, 56, p. 109-140.

SCHNEIDER L. (1964 a). - Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Ernahrungsorganellen von Paramecium. I. Der Cytopharynx. Zeits. f. Zellforsch. mikrosk. Anat., 62, p. 198-224.

SCHNEIDER L. (1964 b). - Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Nahrungorganellen bei Paramecium. II. Die Nahrungsvakuolen und die Cytopyge. Zeits. f. Zellforsch. mikrosk. Anat., 62, p. 225-245.

SCHUSTER F. L., PRAZAK B. et EHRET C. F. (1967). - Induction of trichocyst discharge in Paramecium bursaria. J. Protozool., 14 (3), p. 483-485.

SEDAR A. M. et PORTER K. R. (1955). - The fine structure of cortical components of Paramecium multimicronucleatum. J. Biophys. Biochem. Cytol., 1, p.

SMALL E. B. (1967). - The Scuticociliatida, a new order of the class Ciliatea (Phylum protozoa, Subphylum Ciliophora). Trans. Amer. Microsc. Soc., 86 (4), p. 345-370.

SMALL E. B. et PROFANT R. J. (1960). - A reevaluation of the morphology of the Hymenostome ciliate : Frontonia leucas Ehrenberg, 1838, with emphasis on the buccal organization. J. Protozool., 7 (suppl.), p. 9.

SOCIETY OF PROTOZOOLOGISTS (1958). - A catalogue of laboratory strains of free-living and parasite protozoa. J. Protozool., 5 (1), p. 1-38.

SONNEBORN T. M. (1937). - Sex, sex-inheritance and sex-determination in "Paramecium aurelia". Proc. Nat. Acad. Sci. (Wash.), 23, p. 378-385.

SONNEBORN T. M. (1938). - Mating-types in Paramecium aurelia : diverse conditions for mating in different stocks : occurence, number and interrelations of the types. Proc. Am. phil. Soc., 79, p. 411-434.

SONNEBORN T. M. (1947). - Recent advances in the genetics of "Paramecium" and "Euplotes". Adv. Genet., 1, p. 264-358.

SONNEBORN T. M. (1950). - Methods in the general biology and genetics of Paramecium aurelia. J. Exp. Zool., 113, p. 87-143.

STEARS E., Jr., BEISSON J. et MARCHESI V. T. (1969). - A structural protein extracted from the trichocyst of Paramecium aurelia. Exp. Cell. Res., 57, p. 372-396.

STEIN F. (1859). - Der Organismus der Infusionsthiere nach eigenen Forschungen in systematischer Rheinfolge bearbeitet. I. Leipzig, 206 p.

STEIN F. (1867). - Der Organismus der Infusionsthiere nach eigenen Forschungen in systematischer Rheinfolge bearbeitet. II. Leipzig, 355 p.

STEWART J. M. et MUIR A. R. (1963). - The fine structure of the cortical layers in Paramecium aurelia. Quart. J. Microsc. Sci., 104, p. 129-134.

STOCKEM W. et WOHLFARTH-BOTTERMANN W. E. (1970). - Zur Feinstruktur der Trichocysten von Paramecium. Cytobiologie, 1 (4), p. 420-436.

TARTAR V. (1950). - Methods for study and cultivation of Protozoa. Study honoring Trevor-Kineard. Univ. Wash. Press. Seattle, p. 103-107.

THURSTON J. P. (1964). - The biology of Neobursaridium gigas Balech, 1941 (Ciliata Heterotrichida). J. Protozool., 11, p. 307-309.

TILNEY L. G. (1968). - Ordering of subcellular units. The assembly of microtubules and their role in development of cell form. Devl. Biol., 2 (suppl.), p. 63-100.

TILNEY L. G. et BYERS B. (1969). - Studies on the microtubules in Heliozoa. V. Factors controlling the organization of microtubules in the axonemal pattern in Actinosphaerium nucleofilum. J. Cell. Biol., 43, p. 148-165.

TSUJITA M., TSUDA S. et WATANABE K. (1956). - Fine structure of mitochondria in Paramecium. Shizuoka University, p. 133.

TSUJITA M., WATANABE K. et TSUDA S. (1957). - Electron microscopy of thin sectionned nuclei in Paramecium. Cytologia, 22, p. 322.

TUCKER J. B. (1968). - Fine structure and function of the cytopharyngeal basket in the ciliate Nassula. J. Cell. Sci., 3, p. 493-514.

TUCKER J. B. (1970 a). - Morphogenesis of large microtubular organelle and its association with the basal bodies in the ciliate Nassula. J. Cell. Sci., 6, p. 385-429.

TUCKER J. B. (1970 b). - Initiation and differenciation of microtubule patterns in the ciliate Nassula. J. Cell. Sci., 7, p. 793-821.

TUFFRAU M. (1963). - L'infraciliature, la morphogénèse et la position systématique du genre Lembadion Perty (1852) (Cilié Hyménostome). Ann. Sc. Nat., 5, p. 479-490.

TUFFRAU M. (1967). - Perfectionnements et pratique de la technique d'imprégnation au Protargol des Infusoires ciliés. Protistologica, 3 (1), p. 91-98.

TUFFRAU M. et SAVOIE A. (1961). - Etude morphologique du Cilié Hyménostome Disematostoma colpidioïdes von Gelei, 1954. J. Protozool., 8, p. 64-68.

VIVIER E. (1960). - Contribution à l'étude de la conjugaison chez Paramecium caudatum. Ann. Sc. Nat. Zool. Biol. Anim., 12 (2), p. 387-506.

VIVIER E. (1961). - Etude au microscope électronique des nucléoles dans le macronucleus de Paramecium caudatum. Progress in Protozool., 1th Intern. Conf. Protozool., Prague, p. 419.

VIVIER E. et ANDRE J. (1961 a). - Existence d'inclusions d'ultrastructure fibrillaire dans le macronucleus de certaines souches de Paramecium caudatum. C. R. Acad. Sc. Paris, 252, p. 1848-1850.

VIVIER E. et ANDRE J. (1961 b). - Données structurales et ultrastructurales nouvelles sur la conjugaison de Paramecium caudatum. J. Protozool., 8, p. 416-426.

WENRICH D. H. (1928). - Eight well defined species of Paramecium (Protozoa Ciliata). Trans. Amer. Microsc. Soc., 47, p. 275-282.

WENRICH D. H. (1929). - Observations on some fresh-water ciliates (Protozoa). Trans. Amer. Microsc. Soc., 48, p. 221-241.

WESSENBERG H. et ANTIPA G. (1968). - Studies on Didinium nasutum. I. Structure and ultrastructure. Protistologica, 4 (4), p. 427-448.

WETZEL A. (1925). - Vergleichend-cytologische Untersuchungen an Ciliaten. Arch. f. Protistenk., 51, p. 209-304.

WETZEL A. (1927). - Ueber zwei noch unbekannte Holotriche Ciliaten Frontoniella complanata, nov. gen., nov. spec. und Spathidium caudatum n. sp. Arch. f. Protistenk., 60, p. 130-141.

WICHTERMANN R. (1953). - The biology of Paramecium. The Blakiston Company Inc. New York.

WILLIAMS N.E., ANDERSON E., KESSEL R. et BEAMS H.W. (1960). - Electron microscope observations on synchronously dividing Tetrahymena. J. Protozool., 7 (suppl.), 27.

WILLIAMS N.E. et LUFT J.H. (1969). - Use of nitrogen mustard derivation in fixation for electron microscopy and observations on the ultrastructure of Tetrahymena. J. Ultrastr. Res., 25, p. 271-292.

WOHLFARTH-BOTTERMANN R.E. (1953). - Experimentelle und elektronenoptische Untersuchungen zur Funktion den Trichocysten von Paramecium caudatum. Arch. f. Protistenk., 98, p. 169-226.

WOHLFARTH-BOTTERMANN R.E. (1958). - Cytologische Studien. II. Die Feinstruktur des Cytoplasmas von Paramecium. Protoplasma, 49, p. 231-247.

YUSA A. (1957). - The systematic significance of the buccal organelles in Paramecium. J. Protozool., 2 (suppl.), 6.

YUSA A. (1957). - The morphology and morphogenesis of the buccal organelles in Paramecium with particular reference to their systematic significance. J. Protozool., 4, p. 128-142.

YUSA A. (1963). - An electron microscope study on regeneration of trichocysts in Paramecium caudatum. J. Protozool., 10 (3), p. 253-262.

YUSA A. (1964). - Fine structure of some cortical fibrillar systems in Frontonia vesiculosa. J. Protozool., 11 (suppl.).

YUSA A. (1965). - Fine structure of developing and mature trichocysts in Frontonia vesiculosa. J. Protozool., 12 (1), p. 51-60.